

PAARZUSAMMENHALT UND INDIVIDUELLES
ERKENNEN
BEIM WELLENSITTICH
(MELOPSITTACUS UNDULATUS; AVES, PSITTACIDAE)

Fritz Trillmich

1976

PAARZUSAMMENHALT UND INDIVIDUELLES
ERKENNEN
BEIM WELLENSITTICH
(MELOPSITTACUS UNDULATUS; AVES, PSITTACIDAE)

Inaugural-Dissertation
zur
Erlangung des Doktorgrades
des Fachbereichs Biologie
der Ludwig-Maximilians-Universität
München



vorgelegt von
Fritz Trillmich
aus 8121 Unterhausen, Eibenstraße 5

München 1975

1. Berichterstatter:

Priv.-Doz. Dr. Wolfgang Wickler

2. Berichterstatter:

Prof. Dr. Jürgen Jacobs

Tag der mündlichen Prüfung: 25.2.1976



INHALT:

	Seite
<u>TEIL I: BESCHREIBUNG DES PAARZUSAMMENHALTES</u>	
A. EINLEITUNG	1
B. RÄUMLICHER ZUSAMMENHALT	2
1. Paardefinition	2
2. Tiere und Beobachtungsmethode	2
3. Auswertungsmethoden	3
4. Zusammensitzen	4
5. Gesamte Abstandsverteilung	7
6. Der Beitrag der Paarpartner zum räumlichen Zusammenhalt	8
C. PARTNERSPEZIFITÄT ANDERER VERHALTENSWEISEN	10
1. Tiere und Beobachtungsmethode	10
2. Auswertungsmethoden	10
3. Definition der Verhaltensweisen	11
4. Dauer des Zusammensitzens	13
5. Definition partnerbeschränkten Verhaltens	14
6. Putzen	15
7. Singen	15
8. Ansingen (Balz)	16
9. Kraulen und Schnabelberühren	18
10. Füttern und Futterbetteln	18
11. Kopulation	19
12. Aggressives Verhalten	20
13. Fluchtverhalten	22
14. Zusammenhang zwischen Füttern, Kraulen, Schnabelberühren und anderen Verhaltensweisen	24
D. INTERINDIVIDUELLE VERHALTENSUNTERSCHIEDE	26
E. DISKUSSION	28
Mögliche Gefangenschaftseinflüsse	28
Welcher Mechanismus bringt die Partnerbeschränkung zustande?	28
Innere Ursachen der partnerbeschränkten Verhaltensweisen	29
Der funktionelle Aspekt des Paarzusammenhaltes	30

TEIL II: NACHWEIS UND ANALYSE DES INDIVIDUELLEN ERKENNENS DURCH
LERNVERSUCHE

A. EINLEITUNG	32
B. DRESSUREN AUF LEBENDE VÖGEL	33
1. Methode	33
2. Unterscheidung zweier Individuen	34
3. Kontrollversuche	35
4. Tests mit jeweils einem neuen Wahlvogel	36
5. Lage optischer Erkennungsmerkmale am Wellensittich	37
6. Bedeutung der Kopfzeichnung für das (individuelle) Erkennen	39
C. DRESSUREN AUF DIAS	42
1. Einleitung	42
2. Methode	42
3. Ergebnisse	43
D. BESCHREIBUNG DER INDIVIDUALITÄT VON DISTANZRUFEN	45
E. DRESSUREN AUF DISTANZRUF	46
1. Methode	46
2. Ergebnisse	46
F. BESTIMMUNG DER RELATIVEN WICHTIGKEIT OPTISCHER UND AKUSTISCHER MERKMALE IN DER DRESSURSITUATION	49
G. DISKUSSION	50
Nachweis des individuellen Erkennens	50
Optisches Erkennen	50
Akustisches Erkennen	53
Interaktion von optischen und akustischen Reizen	54

TEIL III: TRENNUNGSEXPERIMENTE

A. EINLEITUNG	55
B. METHODE	56
1. Kriterien des Wiedererkennens	56
2. Beobachtungsmethode	57
3. Darstellungsmethode	57

	Seite
C. ERGEBNISSE	58
1. Wie lange erinnern sich Wellensittiche aneinander?	58
2. Wird die Bindung an einen früheren Partner durch Zusammensein mit anderen gegengeschlechtlichen Wellensittichen schneller aufgelöst als durch Zusammensein mit gleichgeschlechtlichen?	62
D. DISKUSSION	66
Wiedererkennen und Wiederverpaarung nach einer Trennung	66
Die Bedeutung der Bekanntheit für die Wiederverpaarung	67
ZUSAMMENFASSUNG	69
LITERATURVERZEICHNIS	72
LEBENS LAUF	79

Danksagung

Bei der Fertigstellung dieser Arbeit halfen mir meine Seewiesener Kollegen Dr. Jürg Lamprecht, Dr. Jürgen Nicolai, Catherine Rechten, Dipl.-Biol. Ines Scheurmann, Dr. Uta Seibt und Dipl.-Biol. Peter Wirtz mit ihren Vorschlägen und ihrer Kritik. Barbara Knauer war mir eine wesentliche Hilfe bei der Durchführung der Dressurversuche, der Tonbandaufnahmen und der Auswertung der Distanzrufe und fertigte mit viel Geduld immer wieder neue Zeichnungen an. Besonderer Dank gebührt Dr. Russ Fernald, der mir die Programmsprache FORTRAN IV beibrachte, und Dr. Hans Fricke, der zu Anfang die Planung der Arbeit intensiv mit mir diskutierte. Peter Heinecke war mir ein unentbehrlicher Ratgeber und Helfer, wenn es um Fragen der elektrischen oder elektronischen Ausrüstung ging. Die Seewiesener Schreiner Albert Binder, Albert Kaindl und Karl Richter bauten mir den Dressurkäfig und halfen bereitwillig beim Bau oder Umbau von Volieren. Mein ganz besonderer Dank gilt aber Priv.-Doz. Dr. Wolfgang Wickler, der mir die Durchführung dieser Arbeit in seiner Abteilung ermöglichte. Durch seine Diskussionsbereitschaft, Verbesserungsvorschläge und Literaturhinweise unterstützte er die Arbeit in jedem Stadium ihres Werdeganges.

TEIL I: BESCHREIBUNG DES PAARZUSAMMENHALTES

A. EINLEITUNG

Verpaarte Tiere halten meist eng zusammen. Ihr Verhalten zum Partner unterscheidet sich von dem gegenüber anderen Artgenossen. Diese Unterschiede entwickeln sich im Laufe der Verpaarung und des späteren Zusammenhalts (DILGER 1960, ERICKSON 1973). Bestimmte Verhaltensweisen werden manchmal nur gegenüber dem Paarpartner verwendet (z.B. BROCKWAY 1964b, NICOLAI 1956). Das Duettieren vieler monogamer Vogelarten ist ein weiteres Beispiel für solche Partnerbeschränktheit (THORPE 1972, WICKLER 1974). Agonistische Verhaltensweisen treten seltener gegenüber dem Partner auf als gegenüber anderen Artgenossen (ERICKSON 1973, LAMPRECHT 1973, REYER 1975, STAMM 1962, STETTNER et al. 1971).

Partnerbeschränktes Verhalten kann z.B. auf gemeinsamer Ortsbindung und/oder auf dem Fehlen einer Gelegenheit zur Interaktion mit anderen möglichen Partnern beruhen. In den meisten untersuchten Fällen liegt partnerbeschränktem Verhalten zusätzlich individuelles Erkennen zu Grunde.

In dieser Arbeit wird versucht zu klären, wie stark die Verpaarung das Verhalten von Wellensittichen zum Partner im Vergleich zu ihrem Verhalten zu anderen möglichen Partner verändert. Außerdem sollte festgestellt werden, durch welche Mechanismen die Partnerbeschränktheit des Verhaltens sichergestellt wird.

Gerade das Verhalten von Vögeln wurde und wird vielfach als starr arttypisch beschrieben. Artgleiche Individuen vieler Vogelarten wählen aber z.B. verschiedene Nahrung (CURIO 1975). Die genaue Beschreibung des Verhaltens, wie sie zur Charakterisierung des Paarzusammenhaltes nötig ist, läßt erkennen, ob auch das Sozialverhalten verschiedener Individuen verschieden ist.

An diese Beschreibung schließt sich im zweiten Teil der Arbeit eine direkte Analyse des individuellen Erkennens durch Dressurversuche an. Der dritte Teil der Arbeit prüft dann mit einigen Experimenten, unter welchen Bedingungen sich Wellensittiche nach einer Trennung wieder mit dem früheren Partner verpaaren.

Wellensittiche boten sich für diese Untersuchung als Versuchstiere an, weil sie monogame Paare bilden und gleichzeitig sehr sozial sind. Dadurch ist es möglich, mehrere Paare in einer Voliere zu halten, und die Unterschiede in den Beziehungen verpaarter und nicht verpaarter Vögel zu untersuchen. Außerdem ist das Verhalten des Wellensittichs einge-

hend beschrieben und analysiert worden und auch über die (Fortpflanzungs-) -Physiologie ist aus Gefangenschaftsuntersuchungen viel bekannt (BROCKWAY 1964a, b, c, 1965, 1967a, b, 1968, 1969, 1974, CINAT-THOMSON 1926, DOOLING und SAUNDERS 1975, HINDE und PUTMAN 1973, MASURE und ALLEE 1934, PUTMAN und HINDE 1973). Obendrein sind Wellensittiche leicht zu beschaffen, zu halten und unabhängig von der Jahreszeit zu züchten.

B. RÄUMLICHER ZUSAMMENHALT

1. Paardefinition

Beobachtet man das Verhalten einer Gruppe Wellensittiche in einer Voliere, stellt man innerhalb kurzer Zeit fest, daß bestimmte Tiere oft beieinander sitzen und miteinander in spezifischer Weise interagieren. Man hat sofort den Eindruck, diese Vögel seien miteinander verpaart. Bietet man den Vögeln dann Nistkästen, beginnen eben solche Wellensittiche miteinander zu brüten.

Um Unklarheiten zu vermeiden, werden in dieser Arbeit nur Tiere als verpaart bezeichnet, die zu irgendeiner Zeit miteinander gebrütet oder zumindest einen Brutversuch gemacht haben.

2. Tiere und Beobachtungsmethode

Der räumliche Zusammenhalt von Wellensittichen wurde in einer Voliere (230 x 245 x 90 cm) untersucht, in der sich 6 Wellensittichpaare befanden. Bei den ersten Messungen waren die Vögel etwa 3 Monate verpaart, bei den späteren etwa 12 Monate. Jedes Tier bekam eine Nummer, mit der es im 1. und 2. Teil dieser Arbeit benannt wird.

Jeweils vormittags zwischen 9.00 und 11.00 Uhr wurden die Aufenthaltsorte der beiden Partner eines Paares bzw. zweier einander zufällig oder nach gemeinsamer Ortsbevorzugung (s.u.) zugeordneten Vögel in Abständen von 6 min aufgeschrieben. Die Sitzstangen in der Voliere waren in ca. 30 cm lange Bereiche eingeteilt, die für diese Registrierungen eine Ortsnummer bekamen. Käfiggitter und Futterplatz waren entsprechend unterteilt. Jeder dieser Orte wurde für die Berechnung der Abstände zwischen den Vögeln durch seine mittleren X-, Y- und Z-Koordinaten charakterisiert. Nach dieser Definition hatten 2 Vögel den Abstand Null, wenn sie am gleichen Ort saßen. Dabei konnten sie direkt nebeneinander oder in 30 cm Abstand sitzen.

3. Auswertungsmethoden

Unabhängigkeit der Daten: Aus kontinuierlichen Registrierungen der Aufenthaltsorte von 2 ♂♂ und 2 ♀♀ (insgesamt 4 Std. Beobachtung) hatte sich ergeben, daß sie sich nach 6 min nur in 0 % bzw. in 2,5 % aller Fälle noch an demselben Ort befanden wie bei der vorausgehenden Registrierung. Um zu bestimmen, ob die Daten nicht trotzdem voneinander abhängig waren, wurde für die Sitzdaten jedes Tieres die Autokorrelationsfunktion errechnet. Dazu wurden die Daten um 1 bis 20 bzw. 40 Schritte gegen sich selber verschoben und so korreliert. Da die Korrelationskoeffizienten stark schwankten, ließ sich nicht ohne weiteres bestimmen, von welcher zeitlichen Verschiebung an die Korrelation auf das Zufallsniveau gefallen war. Um für die Beurteilung des Zufallsniveaus ein reproduzierbares Kriterium zu finden, wurde aus den Werten der letzten 10 bzw. 20 Korrelationskoeffizienten der Mittelwert errechnet. Aus diesem Mittelwert ($\bar{r}$) und seiner Standardabweichung (σ) läßt sich dann mit Hilfe der z-Verteilung errechnen, bis zu welcher maximalen Größe ($r_{\max}$) Korrelationskoeffizienten noch mit 5 %iger Irrtumswahrscheinlichkeit zu der durch den Mittelwert gekennzeichneten Population von Korrelationskoeffizienten gehören:

$$r_{\max} = \bar{r} + 1,96 \cdot \sigma$$

Unterschritten die gefundenen Autokorrelationskoeffizienten diesen Wert, wurden die Daten als unabhängig angesehen.

Waren bei einem Vogelpaar die Werte des ♂ bereits nach einem 6 min-Intervall voneinander unabhängig, die des ♀ aber erst nach 2, 3 oder 4 6 min-Intervallen, dann wurden die unten beschriebenen Berechnungen nur mit jeder 2., 3. oder 4. Sitzplatzregistrierung durchgeführt. Bei den meisten Paaren erwiesen sich die Daten jeder 2. Sitzplatzregistrierung als voneinander unabhängig.

Erwartungswerte für das Zusammensitzen: FERNALD (1973) beschrieb eine Methode, die es erlaubt, aus der gemessenen Aufenthaltshäufigkeit an verschiedenen Sitzplätzen einen Erwartungswert für das Zusammensitzen an einem bestimmten Sitzplatz zu errechnen. Seine Überlegung sieht kurz zusammengefasst so aus:

Bewegen sich 2 Vögel A und B vollständig unabhängig voneinander, dann ist die Wahrscheinlichkeit, sie gemeinsam an einem Ort i zu finden:

$$P_i(A/B) = P_i(A) \cdot P_i(B)$$

Diese Annahme der unabhängigen Bewegung zweier Vögel kann als Nullhypothese dienen, gegen die die Beobachtungswerte getestet werden. Das geht allerdings nur dann, wenn die Werte wirklich unabhängig voneinander sind. Diese Voraussetzung macht die umständliche Prüfung auf Unabhängigkeit der Daten nötig.

Die Häufigkeit (f_E), mit der 2 Vögel an allen n Sitzplätzen in der Voliere zufällig zusammensitzend zu erwarten sind, beträgt

$$f_E = N \cdot \sum_{i=1}^{i=n} p_i(A/B) = N \cdot \sum_{i=1}^{i=n} p_i(A) \cdot p_i(B),$$

wobei N die Anzahl aller Registrierungen ist. Diese Art der Errechnung einer Zufallserwartung berücksichtigt gleichzeitig die Ortsbevorzugungen der beteiligten Tiere. Abweichungen des Beobachtungswertes vom Erwartungswert können demnach nicht auf gemeinsame Ortsbevorzugung oder gemeinsames Meiden bestimmter Plätze zurückgeführt werden.

Erwartungswerte für die Abstandsverteilung: In ganz entsprechender Weise läßt sich aus den vorgegebenen Ortsdaten auch die erwartete Abstandsverteilung zwischen 2 beobachteten Vögeln A und B berechnen (FERNALD 1973): Es wird wieder die Annahme zugrunde gelegt, daß die Vögel sich unabhängig voneinander bewegen. Der Abstand zwischen 2 Vögeln errechnet sich nach:

$$D_i = \sqrt{(x_A - x_B)^2 + (y_A - y_B)^2 + (z_A - z_B)^2}$$

x , y und z sind die Koordinaten der Sitzplätze des Vogels A und des Vogels B. Die Häufigkeit des Auftretens einer bestimmten Distanzklasse D_i ist:

$$N \cdot p(D_i) = N \cdot \sum_{n=1}^{n_i} p(A_n) \cdot p(B_n)$$

N ist die Anzahl der Sitzplatzregistrarungen, $p(D_i)$ die Wahrscheinlichkeit des Auftretens eines Wertes in der Abstands- (D_i) -klasse D_i . $n=1$ bis n_i ist die Anzahl möglicher Sitzplatzkombinationen, bei denen der Abstand zwischen den Vögeln in die Abstands-klasse D_i fällt. $p(A_n)$ und $p(B_n)$ sind die Wahrscheinlichkeiten, mit denen sich die Vögel A und B in Positionen befinden, zwischen denen der Abstand D_i auftritt. Auf diese Weise kann man die erwartete Abstandsverteilung zwischen den Vögeln berechnen.

Die Autokorrelationen und Sitzplatzregistrarungen wurden mit Hilfe eines DEC-Computers PDP 11/40 ausgewertet.

4. Zusammensitzen

Tab. 1 zeigt, wie oft Paarpartner zusammensaßen. Dem sind jeweils die Erwartungswerte gegenüber gestellt. Die Paarpartner saßen signifikant häufiger zusammen als man auf Grund ihrer gemeinsamen Ortsbevorzugungen erwarten konnte. Zwischen den 3 Monate verpaarten und den 12 Monate verpaarten Vögeln bestanden bezüglich des Zusammensitzens keine signifikanten Unterschiede.

Paarpartner bewegen sich also nicht unabhängig. Die Vögel müssen aber nicht unbedingt eine Anziehung aufeinander ausüben, sondern könnten auch

Tab 1.: ZUSAMMENSITZEN VON PAARPARTNERN⁺)

	Paare	Zusammen beobachtet (%)	Zusammen erwartet (%)
3 Monate verpaart (N=200)	1,1	18,0	6,7
	2,2	25,5	8,9
	3,3	40,0	7,7
	4,4	23,5	6,0
	5,5	22,5	8,3
	6,6	28,5	8,3
12 Monate verpaart (N=100)	1,1 ^a	20,0	8,7
	4,4 ^a	28,0	10,1
	7,7	34,0	10,4
	8,8 ^a	22,0	9,3
	9,9	30,0	11,0
	10,10	38,0	18,3

⁺) Alle Paare saßen signifikant häufiger zusammen als erwartet (χ^2 -Test, $p < 0,001$). Zur Errechnung der Signifikanz wurden für die 1. und 2. Hälfte der Daten jedes Paares der Beobachtungs- und Erwartungswert getrennt berechnet. Diese Werte wurden dann mit dem χ^2 -Test getestet.

^aBei diesen Paaren war einer der 2 Erwartungswerte kleiner als 5.

durch wechselnde äußere Faktoren (Schreckreize, Deckung, Wärme, Helligkeit, Futter usw.) in ihrer Ortswahl synchronisiert werden. Nach dieser Annahme sollten auch nicht miteinander verpaarte Tiere häufiger zusammensitzen als erwartet.

Um diese Möglichkeit zu prüfen, wurden jedem der 3 Monate verpaarten ♂ eines der ♀♀ (außer dem Partner) zufällig zugeordnet und die Sitzplätze von je 2 so zugeordneten Vögeln 100 mal protokolliert. Die Ergebnisse zeigt der obere Teil der Tab. 2. Solche Zufallspaare saßen seltener zusammen als wirkliche Paare, und zwischen den beobachteten und erwarteten Häufigkeiten des Zusammensitzens bestand kein signifikanter Unterschied.

Tab. 2: ZUSAMMENSITZEN UNVERPAARTER VÖGEL

	Beobachtete Tiere	Zusammen beobachtet (%)	Zusammen erwartet (%)	
Tiere zufällig zugeordnet	1,2	5,0	5,6	} $\chi^2=1,5$ $p < 0,9$
	2,1	8,0	6,4	
	3,4	6,0	6,1	
	4,6	5,0	5,8	
	5,3	7,0	3,6	
	6,5	1,0	2,1	
Tiere nach gemeinsamer Ortsbevorzugung zugeordnet	1,2	15,0	10,0	} $\chi^2=3,4$ $p < 0,7$
	2,5	6,0	6,5	
	3,1	10,0	8,8	
	4,2	8,0	9,5	
	5,2	12,0	10,1	
	6,2	15,0	16,0	

Aus den 200 Ortsregistrierungen der 6 drei Monate lang verpaarten Paare wurde dann für jedes ♂ bestimmt, mit welchem ♀ (außer seinem Partner) es am meisten Ortsbevorzugung teilte. Mit diesem ♀ wurde das betreffende ♂ dann 100 mal registriert. Die Ergebnisse sind im unteren Teil der Tab. 2 zusammengefasst. Solche 'Paare' saßen zwar häufiger beieinander als zufällig zugeordnete Vögel, aber auch der Erwartungswert lag entsprechend höher. Zwischen Beobachtung und Erwartung bestand kein signifikanter Unterschied.

Die Häufigkeit des Zusammensitzens der Wellensittiche 1,2 wurde 2 mal gemessen (Tab. 2). Als die beiden Tiere einander zufällig zugeordnet waren, saßen sie seltener zusammen als später, als sie einander nach gemeinsamer Ortsbevorzugung zugeordnet waren. Dieser Unterschied liegt daran, daß beide Vögel inzwischen für die gleichen 4 Orte stärkere Bevorzugungen entwickelt hatten.

2 Paare tauschten zwischen März und Juni 1973 die Partner. Tab. 3 gibt an, wieviel häufiger die Vögel zusammensaßen als erwartet. Beide ♂♂ saßen zunächst mit dem ersten Partner häufiger zusammen als erwartet und mit dem späteren Partner etwa genauso häufig wie zu erwarten. Im Juni war es gerade umgekehrt.

Tab. 3: UMPAARUNG ZWEIER WELLENSITTICHPAARE

Häufigkeit des Zusammensitzens. Angegeben ist jeweils die Differenz von Beobachtungs- und Erwartungswert in % aller Sitzplatzregistrierungen.

♂♂ \ ♀♀	2	5	Zeit der Messung	Anzahl Messungen
2	16,8	1,9	März 1973	200
5	-1,1	14,7		
2	-0,4	23,3	Juni 1973	100
5	15,0	-0,9		

In allen Fällen bewegten sich Paarpartner abhängig voneinander und saßen immer häufiger nebeneinander als auf Grund gemeinsamer Ortsbevorzugung zu erwarten war. Aus dem Vergleich der Daten in Tab. 1 mit denen in Tab. 2 muß man schließen, daß Paarpartner nicht nur durch wechselnde äußere Faktoren in ihrer Ortswahl synchronisiert wurden, denn solche Faktoren sollten nicht verpaarte Vögel ähnlich beeinflussen. Auch das Ergebnis der Messung vor und nach der Umpaarung der Paare 2,2 und 5,5 (Tab. 3) spricht gegen eine solche Interpretation der Ergebnisse.

Die gefundene Abhängigkeit in der Bewegung der Paarpartner wird daher hier als Anziehung zwischen ihnen aufgefaßt.

5. Gesamte Abstandsverteilung

Wenn Paarpartner häufiger als erwartet zusammensitzen, halten sie dann auch, wenn sie nicht direkt nebeneinander sitzen, enger zusammen als nicht verpaarte Tiere? Zur Klärung dieser Frage wurden die gefundene und die erwartete Abstandsverteilung unter Ausschluß der ersten Abstandsklasse (0-20 cm) gegeneinander getestet. Für alle Paare und Zufallspaare

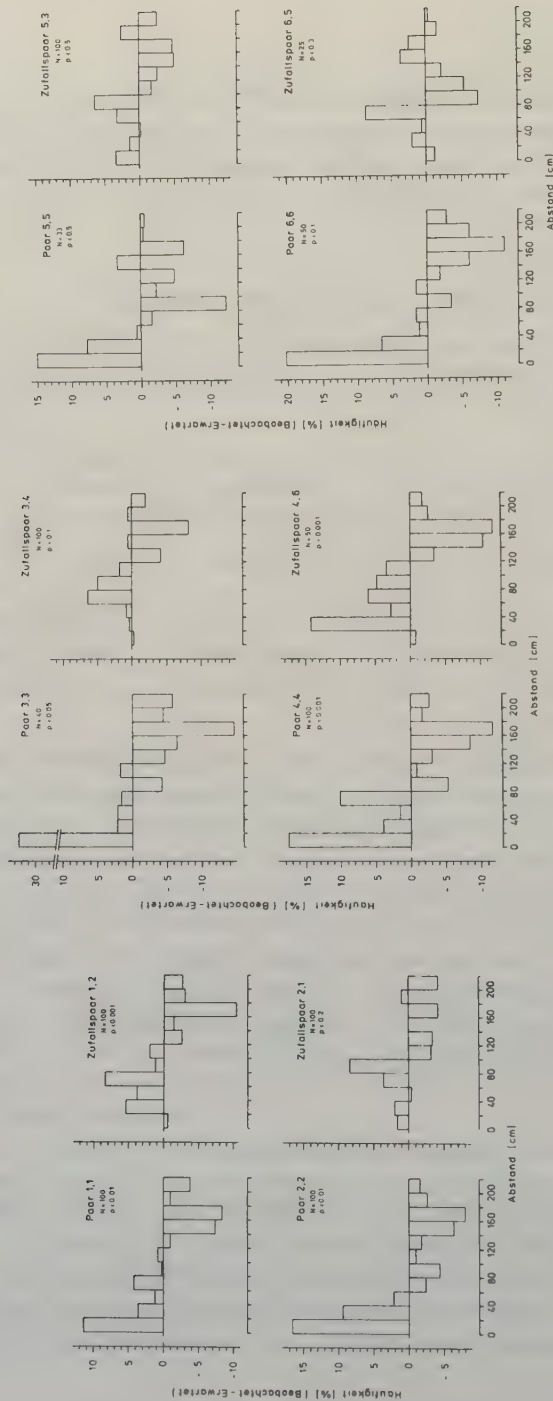


Abb. 1: Differenz (in %) der beobachteten und erwarteten Abstandsverteilung von 6 Paaren und 6 Zufallspaaren. N gibt jeweils die Zahl voneinander unabhängiger Sitzplatzregistrierungen, p die Signifikanz der Verschiedenheit von beobachteter und erwarteter Abstandsverteilung nach dem χ^2 -Test an.

waren die Differenzen von Beobachtungs- und Erwartungswert im Bereich bis zu ca. 100 cm Abstand positiv, bei größeren Entfernungen negativ (Abb. 1). Bei den Paaren 1-4 waren diese Unterschiede zwischen beobachteter und erwarteter Abstandsverteilung signifikant, bei den Paaren 5 und 6 nicht. Auch bei 2 Zufallspaaren (1,2 und 4,6) waren diese Verteilungen hochsignifikant verschieden. Alle 12 Monate verpaarten Tiere zeigten entsprechende Verteilungen (hier nicht abgebildet), die sich nicht signifikant von den erwarteten unterschieden ($0,3 > p > 0,05$). Diese Befunde deuten an, daß Wellensittiche große Abstände von Artgenossen meiden. Sie suchen immer wieder den Schwarm auf, in dem meist auch der Paarpartner sitzt. Infolge dieses Verhaltens werden die Differenzen von gefundener und erwarteter Abstandsverteilung zu allen Vögeln des Schwarms im Bereich geringer Abstände positiv, im Bereich größerer Abstände (hier etwa > 1 m) aber negativ. Demnach deuten die vorliegenden Differenzverteilungen eher den Schwarmzusammenhalt als den Paarzusammenhalt der Wellensittiche an. Möglicherweise war aber auch die Voliere für eine feiner differenzierte Messung im Bereich größerer Abstände zu klein. Außerdem fände man vermutlich bei einer größeren Anzahl von Messwerten deutlichere Unterschiede.

6. Der Beitrag der Paarpartner zum räumlichen Zusammenhalt

Je häufiger ein Tier den Partner aufsucht, umso mehr trägt es zum räumlichen Zusammenhalt des Paares bei. Nun ist aber für beide Partner zusammen in einem gegebenen Beobachtungsabschnitt die Häufigkeit der Annäherung gleich der Häufigkeit des Verlassens (± 1). Ist eines der beiden Tiere wesentlich aktiver, ist es wahrscheinlich, daß es den weniger aktiven Partner häufiger aufsucht als dieser ihn. Ebenso wahrscheinlich wird es ihn dann aber auch häufiger verlassen. Um diesen Effekt von Aktivitätsunterschieden zu vermeiden, wurde hier die Häufigkeit des Aufsuchens und Verlassens in % der Gesamtaktivität ausgedrückt. Widmet ein Tier einen höheren Anteil seiner Aktivität dem Aufsuchen des Partners und sucht ihn häufiger auf, als es ihn verläßt, trägt es sicher mehr zum Paarzusammenhalt bei als sein Partner (für eine eingehende Diskussion dieser Messmethode s. HINDE und ATKINSON 1970).

2 Verhaltensweisen dienten zur Messung des Beitrags, den die Paarpartner zum räumlichen Zusammenhalt des Paares leisteten: 1. Zum Ort des Partners hinfliegen oder - laufen. 2. Vom Ort des Partners wegfliegen

oder -laufen. Um die lokomotorische Gesamtaktivität der Vögel zu erfassen, wurde außerdem noch die Zahl der Ortswechsel gemessen, die weder zum Partner hin noch von ihm weg führten. Diese Verhaltensweisen wurden jeweils zwischen 9.00 und 11.00 Uhr von 2 Tieren gleichzeitig 1 Std. lang registriert.

Die Ergebnisse dieser Protokolle zeigt Tab. 4. Die ♀♀ waren im allgemeinen weniger aktiv (weniger Ortswechsel insgesamt) als die ♂♂ ($p < 0,002$; Mann-Whitney U-Test, zweiseitig; SIEGEL 1956). Absolut gerechnet suchten alle ♂♂ ihre Partner häufiger auf als sie von ihnen aufgesucht wurden ($p = 0,008$; U-Test). Auch der Anteil des Aufsuchens an der Gesamtaktivität war bei 6 der 7 Paare bei den ♂♂ größer als bei den ♀♀. Alle ♂♂ suchten ihre Partner häufiger auf als sie sie verließen.

Als Kontrolle wurden bei den jungen und bei den alten Paaren die Partner von zwei Paaren über Kreuz vertauscht miteinander gemessen, z.B. bei den jungen Paaren ♂ 2 mit ♀ 4 und ♂ 4 mit ♀ 2 (Tab. 4). ♂♂ und ♀♀ suchten ihre wirklichen Partner signifikant häufiger auf und verließen sie auch signifikant häufiger als ihre Tauschpartner ($p \leq 0,006$; U-Test). Die Vögel zeigten also zu ihren Partnern mehr Beziehung als zu den Tauschpartnern. Die ♂♂ verließen ihre Tauschpartner häufiger als sie sie aufsuchten, gerade umgekehrt wie bei den wirklichen Partnern.

Die Tauschpaare 4,7 und 7,4 zeigten ungewöhnlich viel Beziehung untereinander, weil beide ♀♀ den gleichen Platz bevorzugten. Die Daten sind also durch Ortsbevorzugungen beeinflusst. Der große Unterschied zwischen den Beobachtungen an echten Paaren und den Kontrollprotokollen zeigt aber klar, daß verpaarte und nicht verpaarte Tiere völlig verschiedene Beziehungen haben.

Wellensittich ♂♂ tragen also mehr zum Paarzusammenhalt bei als ♀♀. Das gilt für alte und junge Paare gleichermaßen.

Tab. 4: BEITRAG DER PAARPARTNER ZUM RÄUMLICHEN ZUSAMMENHALT

	Beobachtete Tiere	♂			♀		
		Ortswechsel insgesamt	Zum Partner (%)	Weg vom Partner (%)	Ortswechsel insgesamt	Zum Partner (%)	Weg vom Partner (%)
Junge Paare, ca. 2 Monate verpaart	2,2	239	21,8	18,1	309	14,6	17,8
	4,4	254	12,6	9,4	111	9,0	16,0
	5,5	188	20,2	17,0	18	11,1	50,0
♂ und ♀ vertauscht	2,4	296	2,0	3,0	90	3,3	2,2
	4,2	170	4,7	5,3	137	4,4	2,9
Alte Paare, ca. 18 Monate verpaart	4,4	133	10,5	7,5	27	18,5	29,6
	7,7	159	25,1	22,6	55	16,4	25,5
	8,8	76	26,3	21,1	46	13,0	21,7
	9,9	145	26,2	23,4	49	22,4	28,6
♂ und ♀ vertauscht	4,7	152	7,9	10,5	41	9,8	0,0
	7,4	443	10,4	10,6	23	0,0	0,0

C. PARTNERSPEZIFITÄT ANDERER VERHALTENSWEISEN

1. Tiere und Beobachtungsmethode

Während der Beobachtungszeit waren 5 Paare in der Voliere, von denen nur 4 beobachtet wurden. Alle Paare hatten zur Zeit dieser Beobachtungen bereits 2 mal erfolgreich miteinander gebrütet, zuletzt vor 4 Monaten, und waren etwas länger als ein Jahr verpaart.

Jedes Tier dieser 4 Paare wurde einzeln 4 Std. beobachtet und zwar von 9.00 - 11.00 und 16.00 - 18.00 Uhr. Die Beobachtungen an allen 8 Vögeln wurden innerhalb von 12 Tagen gemacht.

Die Verhaltensweisen wurden mit einer von FERNALD und HEINECKE (1974) beschriebenen Apparatur zur Aufzeichnung von Verhaltensereignissen auf Lochstreifen protokolliert. Während der Beobachtungszeit stanzte die Apparatur automatisch jede sec den über eine Tastatur eingegebenen Code. Zu jeder Verhaltensweise konnte protokolliert werden, ob das Tier allein saß, neben irgendeinem ♂ oder ♀ oder neben seinem Paarpartner.

Diese Art der Datenaufnahme läßt keine Aussagen über das Verhalten derjenigen Tiere zu, mit denen der protokollierte Vogel gerade interagierte. Außerdem kann man nicht feststellen, gegenüber welchem der 4 ♂♂ bzw. ♀♀ das Tier eine Verhaltensweise äußerte.

2. Auswertungsmethoden

Die Lochstreifenprotokolle wurden auf Häufigkeit, Dauer und Sequenz von Verhaltensweisen ausgewertet.

Unterschiede in der Häufigkeit von Verhaltensweisen gegenüber dem Partner und anderen gegengeschlechtlichen Individuen wurden entweder für jeden Vogel einzeln mit dem Binomialtest geprüft oder, falls die Zahlen dafür zu klein waren, für die Daten aller Tiere gemeinsam mit dem Wilcoxon matched-pairs signed-ranks test oder dem Randomization test (Beschreibung der Tests in SIEGEL 1956). Alle angegebenen Wahrscheinlichkeiten sind, soweit nicht anders vermerkt, zweiseitig berechnet. Die Korrelationen zwischen Dauer und Häufigkeit von Verhaltensweisen wurden nach Spearman berechnet (SIEGEL 1956).

Sequenzanalyse: Die Verhaltensweisen waren so definiert (C. 3.), daß sie nicht unmittelbar auf sich selbst folgen konnten. War die Pause in

einer Sequenz 'Verhaltensweise 1, Pause, Verhaltensweise 1' kürzer als 10 sec, dann wurde diese Verhaltensweise als auf sich selbst folgend gewertet. Andernfalls wurde dieselbe Sequenz folgendermaßen ausgewertet: auf Verhaltensweise 1 folgt Ruhe, auf Ruhe folgt Verhaltensweise 1. Ebenso wurde bei der Aufeinanderfolge verschiedener Verhaltensweisen verfahren. Die Erwartungswerte für die Häufigkeit des Aufeinanderfolgens von Verhaltensweisen wurden aus dem gesamten Datensatz nach der Formel:

$$\text{Erwartete Häufigkeit} = \frac{\text{Summe Reihe} \times \text{Summe Spalte}}{\text{Summe aller Verhaltenswechsel}} \text{ errechnet.}$$

Folgte eine Verhaltensweise einer anderen häufiger als erwartet, ging ihr aber seltener voraus, wurden diese Abweichungen nicht auf Signifikanz getestet. Hatten beide Differenzen zwischen Erwartungs- und Beobachtungswert gleiches Vorzeichen, wurde mit dem χ^2 -Test geprüft, ob die Unterschiede signifikant waren, wenn die Erwartungswerte größer oder gleich 5 waren und die Summe von Beobachtungs- und Erwartungswert größer oder gleich 20 war.

Auf eine Analyse der Verhaltensweise Ruhe wurde verzichtet, da sie nicht positiv definiert war (s.u.).

3. Definition der Verhaltensweisen

Die meisten Verhaltensweisen des Wellensittichs hat BROCKWAY (1964a, b) genau beschrieben (z.T. in Anlehnung an DILGER 1960). Daher werden hier nur Abweichungen von BROCKWAY's Darstellung und methodisch wichtige Einzelheiten erläutert.

Verhalten, das auch allein gezeigt werden kann

RUHEN: (Resting and sleeping, BROCKWAY 1964a, S.200) Ein Wellensittich zeigt 10 sec oder länger keine der protokollierten Verhaltensweisen. Kurze Intervalle zwischen 2 Aktivitäten werden im folgenden PAUSEN genannt.

FRESSEN: (Feeding, BROCKWAY 1964a, S.200) Ein Vogel hält den Kopf in unmittelbare Nähe des Futters zum Futter hin orientiert. Der Schnabel muß nicht in Kontakt mit dem Futter sein. Sowie das Tier aufschaut, eine Ortsveränderung vornimmt oder mit andern interagiert, endet das Verhalten 'Fressen'.

PUTZEN: (Scratching, preening, Foot and bill care, shaking, rubbing the head, BROCKWAY 1964a, S.199-200) In dieser Verhaltenskategorie sind 5 Aktivitäten zusammengefasst: 1. Kratzen mit dem Fuß am Kopf oder Schnabel. 2. Gefiederpflege mit dem Schnabel. 3. Reinigen der Füße mit dem Schnabel. 4. Sich Schütteln. 5. Reiben des Kopfes an Flügeln und Rücken. Gehen diese verschiedenen Putzhandlungen unmittelbar in-

einander über, werden sie als eine einzige Putzhandlung protokolliert.

SINGEN: (Loud warble, BROCKWAY 1964b, S.303) Ein Wellensittich sitzt ruhig in Normalhaltung oder mit dem Kopf hinter einem Flügel und singt fortlaufend. Dabei können die Augen geschlossen sein. Der Gesang ist nie gerichtet und enthält keine der von BROCKWAY (1964b) beschriebenen Balzhandlungen (visible precopulatory displays).

Verhalten, das vorwiegend oder ausschließlich in Interaktionen mit anderen Wellensittichen auftritt

ANSINGEN: (Loud warble mit 1. Pumping, 2. Nudging, 3. Head shaking, 4. Switch sidling und head-body-erect-sidling, 5. Bill hooking, BROCKWAY 1964b, S.303-322) Im Unterschied zum Singen ist Ansingens immer eindeutig gerichtet, meist auf andere Wellensittiche, aber auch auf Äste oder Unregelmäßigkeiten der Wand. Der Vogel singt fortlaufend und zeigt zusätzlich weitere Verhaltensweisen, die beim Singen nie auftreten: 1. Nicken, 2. Schnabelklopfen, 3. Kopfschütteln, 4. fliegend oder laufend Hinbewegung zum und Wegbewegung vom angesungenen Objekt, 5. Schnabeleinhaken. Diese Verhaltensweisen sind typische Balzverhaltensweisen. ♂♂ machen mitunter beim Ansingens anderer den Versuch aufzusteigen, auch wenn der oder die Angesungene keine Kopulationsaufforderung zeigt.

BROCKWAY fasst die akustische Komponente des Singens und Ansingens als 'loud warble' zusammen, wozu beim Ansingens noch 'soft warble' kommen kann. Auf Grund der klar unterscheidbaren Orientierung beim Ansingens und des Vorkommens der Balzverhaltensweisen im Ansingens sind die beiden Verhaltenskomplexe getrennt protokolliert worden. Die Unterscheidung entspricht der bei Prachtfinken gemachten in 'ungerichteten' und 'gerichteten Gesang' (z.B. IMMELMANN 1959).

KRAULEN: (Reciprocal preening, BROCKWAY 1964a, S.198-199) Ein Wellensittich beknabbert das Kopfgefieder eines anderen.

SCHNABELBERÜHREN: ('I.N.T.', BROCKWAY 1964b) Wellensittiche wenden einander die Schnäbel zu, bringen sie fast in Kontakt, bewegen sie drehend gegeneinander, wobei sich die Schnäbel ab und zu leicht berühren können, und äußern dabei einen uns angenehmen, relativ leisen Quietschlaut. Dieses Verhalten tritt selten ohne die begleitende Lautäußerung auf, wurde von BROCKWAY aber ohne sie beschrieben. Schnabelberühren kann auch einseitig von einem Tier auf ein anderes gerichtet werden. Solche Fälle wurden nicht protokolliert.

FOTTERN: (Courtship feeding, BROCKWAY 1964b, S.299-300) Ein Vogel würgt aus dem Kropf Futter hoch und übergibt es einem zweiten von Schnabel zu Schnabel. Da die Tiere einander in sehr unterschiedlichen Körperhaltungen füttern, ist das Hochwürgen der Nahrung das sicherste Anzeichen dafür, wer Futter übergibt.

FUTTERBETTELN adulter ♀♀: (Adult food begging, BROCKWAY 1964b, S.300) Futterbetteln sieht man unter adulten Wellensittichen nur von ♀♀. Die ♀♀ drehen einem ♂ dabei den Kopf zu und bewegen den Oberschnabel zitternd auf und ab. Manche ♀♀ stoßen dazu einen scharfen Quietscher aus, der dem Bettelruf junger Wellensittiche entfernt ähnelt. BROCKWAY hörte nie einen Laut beim 'adult food begging'.

KOPULATION: (Soliciting copulation und copulation, BROCKWAY 1964b, S. 314-318) Wellensittich-♀♀ fordern mit erhobenem Kopf und Schwanz, durchgedrücktem Rücken, etwas nach außen gesetzten Beinen und leicht

nach unten gehaltenen Flügeln zur Kopulation auf. Steigt ein ♂ auf ein derart zur Kopulation aufforderndes ♀ auf, wurde das als Kopulation protokolliert, gleichgültig ob es zum Kloakalkontakt kam oder nicht.

ANFLIEGEN: (Flying into or onto another individual, BROCKWAY 1964a, S. 205) Ein Wellensittich fliegt direkt zu dem Platz hin, an dem ein anderer sitzt. Meist weicht der so Angegriffene sofort fliegend aus, andernfalls kann der Angreifer direkt auf ihm landen und ihn dadurch z.B. von einer Stange herunterwerfen.

HACKEN: (Bill thrust, BROCKWAY 1964a, S.203) Wellensittiche hacken mit geöffnetem Schnabel aufeinander ein. Der Schnabel wird geschlossen, wenn der Hieb trifft. Oft wird der Gegner gar nicht getroffen.

VERDRÄNGEN: (Sidling toward in head-erect-toward and head-body-erect-toward body position, BROCKWAY 1964a, S.213-214) Ein Wellensittich nähert sich einem zweiten zu Fuß so weit, daß dieser ausweicht. Kopf und Körper des verdrängenden Vogels sind dabei meist in einem Winkel von 0-45° auf den Wellensittich gerichtet.

FLIEGEND AUSWEICHEN: (flying away, BROCKWAY 1964a, S.213) Ein Wellensittich weicht einem sich nähernden Artgenossen durch Abfliegen aus.

ZU FUß AUSWEICHEN: (Sidling away, BROCKWAY 1964a, S. 213) Ein Wellensittich weicht einem sich nähernden Artgenossen kletternd oder laufend aus.

4. Dauer des Zusammensitzens

♂♂ und ♀♀ saßen im Mittel 20,3 bzw. 20,9 min pro Std. mit ihrem Partner zusammen. Die ♂♂ und ♀♀ der Paare 7,8 und 9 saßen länger mit ihrem Partner zusammen als mit allen anderen gegengeschlechtlichen Individuen (Abb. 2). ♂ und ♀ von Paar 4 saßen länger bei den jeweils 4 gegengeschlechtlichen nicht-Partnern als beim Partner. Sie saßen aber weit länger mit dem Partner zusammen als mit jedem einzelnen anderen gegengeschlechtlichen Individuum. Das gilt auch dann noch, wenn die Vögel nicht wie in Abb. 2 angenommen mit allen 4 anderen gegengeschlechtlichen Wellensittichen gleich lange zusammensaßen, sondern nur mit zweien (Randomization Test, $p=0,008$). Einige ♂♂ hatten Präferenzen für bestimmte ♀♀, die aber in keinem Fall so ausgeprägt waren, daß ein ♂ außer mit seinem Partner nur mit einem einzigen anderen ♀ zusammengesessen hätte.

Diese kontinuierliche Messung der Zeit des Zusammensitzens führt zu etwa gleichen Ergebnissen wie die Messung des Zusammensitzens in 6 min Abständen (B. 4., S.4-6).

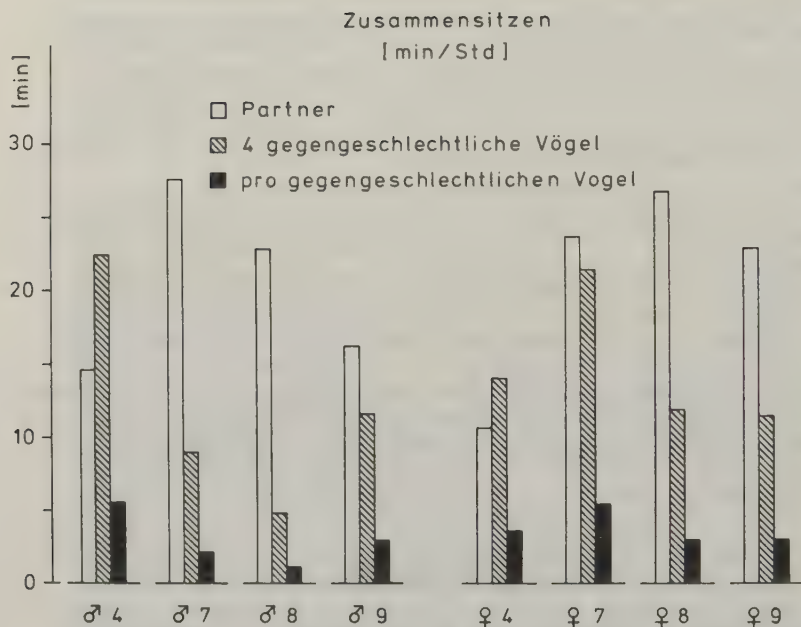


Abb. 2: Dauer des Zusammensitzens mit dem Partner und gegengeschlechtlichen Vögeln.

5. Definition partnerbeschränkten Verhaltens

"Viele Verhaltensweisen zeigt ein Tier nur oder fast nur bestimmten Individuen gegenüber, obwohl es auch anderen begegnet." "Tritt ein Verhalten partnerbeschränkt auf, so kann die Ursache für die Partnerbeschränkung nur darin liegen, daß die Gegenwart des Partners eine andere Reizsituation schafft als die Anwesenheit eines Fremden." (LAMPRECHT 1973).

Nach dieser Definition ist häufiges Zusammensitzen wie in B.4. und C.4. beschrieben ein partnerbeschränktes Verhalten. Wenn 2 Tiere lange zusammensitzen, ist die Wahrscheinlichkeit beliebiger Interaktionen zwischen ihnen höher als zwischen Tieren, die nur kurze Zeit beieinander sitzen. Die Vorstellung partnerbeschränkten Verhaltens beinhaltet aber, daß die Tendenz und nicht die Gelegenheit zu verschiedenen Verhaltensweisen gegenüber dem Partner anders ist als gegenüber anderen. Also muß man die Häufigkeit des Auftretens der Verhaltensweisen auf gleiche

Zeiträume des Zusammensitzens beziehen.

Daher wird in dieser Arbeit partnerbeschränktes Verhalten als ein Verhalten definiert, daß in gleichen Zeiträumen des Zusammensitzens signifikant häufiger oder seltener gegenüber dem Partner als gegenüber anderen Tieren gezeigt wird.

Im folgenden werden immer Verhaltenshäufigkeiten pro halbe Std. Zusammensitzen mit dem Partner bzw. mit gegengeschlechtlichen Vögeln (= mögliche Partner) berechnet und diskutiert.

6. Putzen

Gesamtdauer und Häufigkeit des Putzens waren miteinander korreliert ($\sigma\sigma$: $r_s=0,9$; $p<0,01$. $\varphi\varphi$: $r_s=0,77$; $p<0,05$). Hier werden nur die Häufigkeiten pro 30 min Zusammensitzen besprochen, da die Analyse nach Dauer keine zusätzliche Information liefert.

Bis auf σ^8 putzten sich alle $\sigma\sigma$ häufiger neben der Partnerin als neben anderen $\varphi\varphi$. Gerade umgekehrt putzten sich, bis auf φ^7 , alle $\varphi\varphi$ häufiger neben anderen $\sigma\sigma$ als neben dem Partner (Abb. 3). Diese Unterschiede sind allerdings nur für σ^7 und σ^9 und für φ^9 zu sichern. Bei ihnen trat demnach Putzen partnerbeschränkt häufiger bzw. seltener auf als gegenüber anderen möglichen Partnern.

Der Zusammenhang des Putzens mit anderen Verhaltensweisen wird unten (C. 14.) besprochen.

7. Singen

Gesamtdauer und Häufigkeit des Singens waren bei den $\sigma\sigma$ signifikant korreliert ($r_s=0,9$; $p<0,01$), bei den $\varphi\varphi$ nicht. Bis auf φ^7 , die nur sehr wenig sang, sangen alle Wellensittiche am häufigsten, wenn sie allein saßen (Tab. 6). Neben dem Partner und anderen möglichen Partnern sangen sie etwa gleichhäufig und lange.

Die $\sigma\sigma$ ließen neben dem Partner seltener Anzingen (Balz) auf Singen folgen als neben anderen $\varphi\varphi$ (χ^2 -Test; $p<0,01$). Sonst gab es bezüglich der Verhaltensweisen, die dem Singen vorausgingen bzw. nachfolgten, zwischen den beiden Situationen (neben Partner und neben anderen $\varphi\varphi$) keine deutlichen Unterschiede.

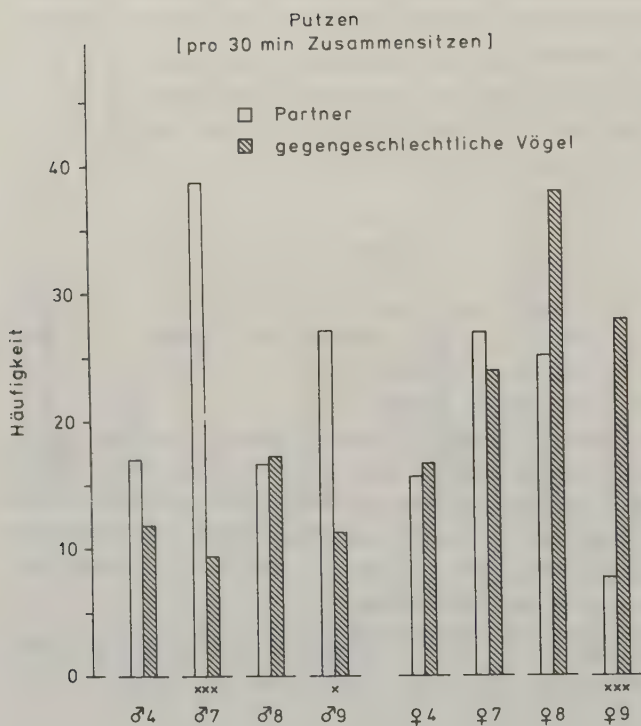


Abb. 3: Häufigkeit des Putzens neben dem Partner und neben gegengeschlechtlichen Vögeln. Die Kreuze unter den Säulen symbolisieren die Signifikanz des Unterschiedes (Binomialtest). x: $p < 0,05$; xx: $p < 0,01$; xxx: $p < 0,001$.

Tab. 5: HÄUFIGKEIT DES SINGENS PRO 30 MIN ZUSAMMEN- BZW. ALLEINSITZEN

	Partner	gegen- geschlechtliche Vögel	Allein	p ⁺ (Binomialtest)
♂ 4	6,2	5,4	11,0	n.s. ⁺⁺)
♂ 7	2,7	2,5	18,0	=0,002
♂ 8	9,6	14,0	34,6	=0,003
♂ 9	19,5	25,4	36,5	n.s.
♀ 4	6,4	11,8	31,6	=0,003
♀ 7	0,0	3,8	0,0	n.s.
♀ 8	3,7	0,0	19,6	=0,002
♀ 9	2,0	2,6	26,0	=0,001

⁺) Die Signifikanz wurde jeweils zweiseitig für den größeren der beiden ersten Werte gegen den Allein-Wert berechnet.

⁺⁺) n.s.=nicht signifikant

8. Ansingen (Balz)

Bezogen auf die Beobachtungszeit balzten alle ♂♂ - bis auf ♂ 4 - häufiger ihre Partnerinnen an als alle anderen ♀♀ zusammen. Unter der Annahme, daß die ♂♂ jedes der anderen ♀♀ gleich häufig ansangen, errechnete sich, daß alle ♂♂ ihre Partner häufiger ansangen als andere ♀♀.

Dennoch ist Ansingen keine eindeutig partnerbeschränkte Verhaltensweise. Bezieht man die Häufigkeit nämlich auf die Zeit des Zusammensitzens, ergeben sich z.T. entgegengesetzte Ergebnisse. Da die Gesamtdauer des Ansingens pro halbe Std. signifikant mit der Häufigkeit korreliert war ($r_s=0,88$; $p<0,01$), werden im folgenden nur die Häufigkeiten verglichen. Die ♂♂ 4 und 7 balzten pro 30 min Zusammensitzen andere ♀♀ wesentlich häufiger an als ihre Partnerinnen. ♂ 9 sang seine Partnerin und andere ♀♀ etwa gleich häufig an und nur ♂ 8 balzte seine Partnerin häufiger an als andere ♀♀ (Abb. 4). Die Wahrscheinlichkeit, mit der ein einmal begonnenes Ansingen abgebrochen wurde, war für alle ♂♂ gegenüber den Wellensittichen größer, die sie seltener ansangen. Ein Beispiel dafür zeigt Abb. 5 für ♂ 4, der seine Partnerin seltener ansang als andere ♀♀.

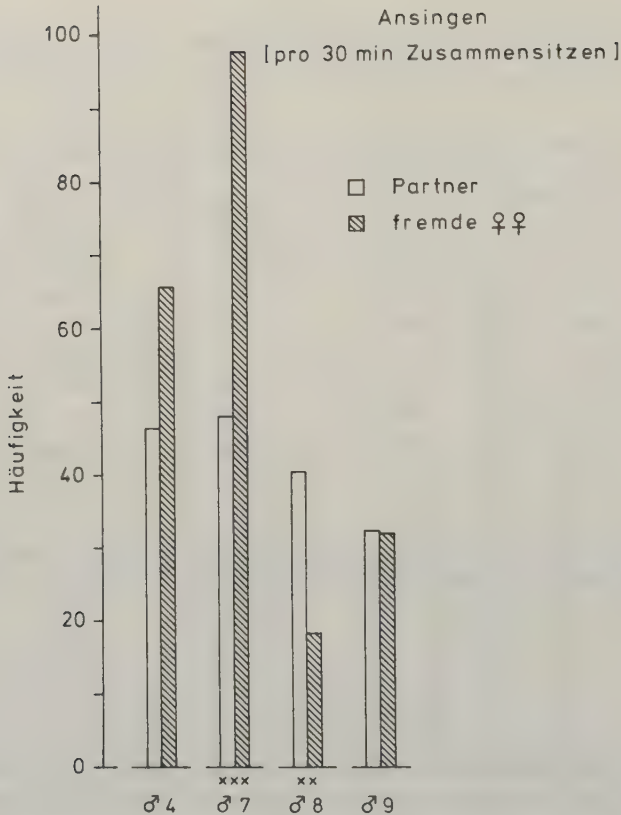


Abb. 4: Häufigkeit des Ansingens der Partner und fremder (=der 4 anderen ♀♀) pro 30 min Zusammensitzen. Symbole wie in Abb. 3.

Die Kurven der Abb. 5 entsprechen Überlebenskurven, wie sie in der Demographie üblich sind. In 2 sec Abständen wurde aufgetragen, wieviel % aller registrierten Fälle von Ansingens länger als die auf der Abszisse abgetragene Zeit andauerten. Die Steigung der Kurve entspricht der Wahrscheinlichkeit zum Abbruch des Ansingens bei ♂ 4 gegenüber dem Partner etwa konstant und größer als die Wahrscheinlichkeit zum Abbruch des Ansingens gegenüber anderen ♀♀.

Ansingens war also weder der Häufigkeit noch der Dauer nach bei den 4 untersuchten Wellensittich-♂♂ gleichermaßen partnerbeschränkt. Ansingens tritt aber gegenüber dem Partner in anderem Zusammenhang auf als gegen-

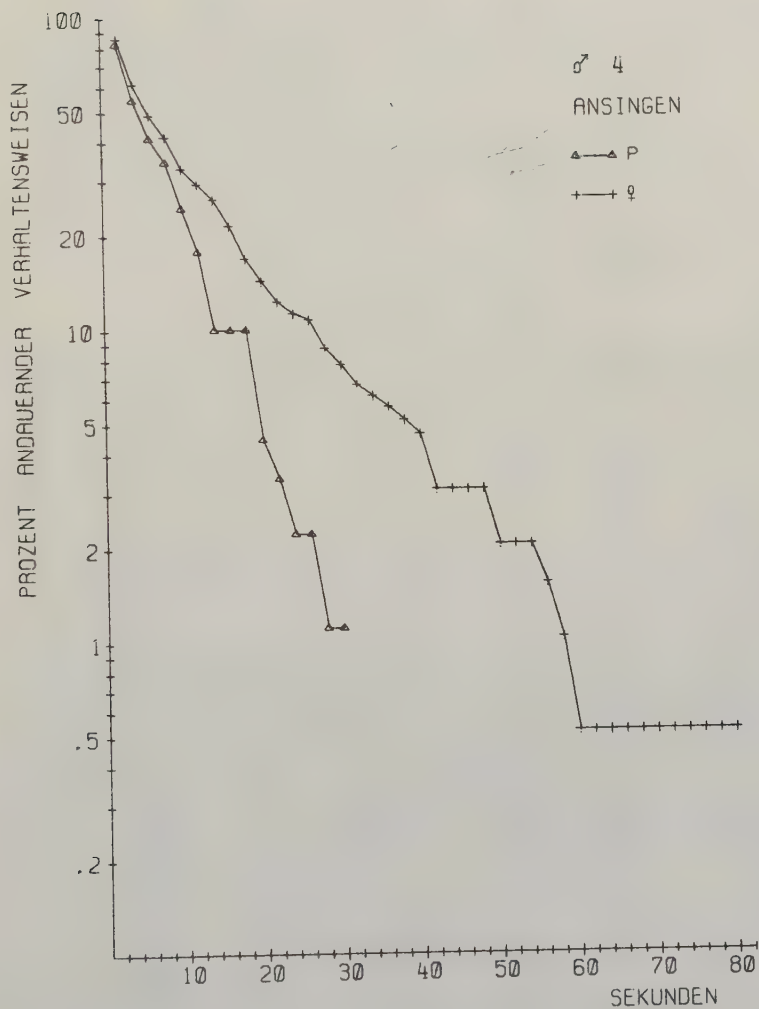


Abb. 5: Überlebenskurven des Ansingens von ♂⁴ gegenüber seinem Partner (P) und anderen ♀♀ (♀). Weitere Erläuterungen im Text.

Tab. 6: VERHALTENSWEISEN, DIE AUF ANSINGEN HÄUFIG FOLGEN⁺
(Häufigkeit in %; min. bei einem Tier 10 %)

Ansingendes Tier	Angesungenes Tier	Ruhen	Ansingen	Putzen	Füttern	Fliehen ⁺⁺
♂ 4	Partner (N=90)	7,8	34,4	4,4	16,7	6,7
	Fremde ♀♀ (N=195)	6,7	20,0	4,1	1,0	43,6
♂ 7	Partner (N=176)	4,0	26,7	16,5	13,1	14,8
	Fremde ♀♀ (N=116)	2,6	29,3	4,3	0,0	36,2
♂ 8	Partner (N=123)	8,9	28,5	8,1	10,6	24,4
	Fremde ♀♀ (N=12)	16,6	8,3	8,3	0,0	8,3
♂ 9	Partner (N=70)	7,1	12,9	14,3	21,4	8,6
	Fremde ♀♀ (N=49)	8,2	14,3	10,2	2,0	18,4

⁺) Eine Pause von 9 oder weniger sec zwischen 2 Verhaltensweisen ist in dieser Sequenzanalyse nicht berücksichtigt worden.

⁺⁺) Zu Fuß ausweichen und fliegend ausweichen wurden zusammengefasst.

über anderen ♀♀ (Tab. 6). Füttern folgte bei jedem ♂ signifikant häufiger auf Ansingen des Partners als auf Ansingen anderer ♀♀. Faßt man die Daten aller ♂♂ zusammen, dann zeigt sich, daß auf Ansingen des Partners häufiger Putzen und seltener Fliehen folgt als auf Ansingen anderer ♀♀ (χ^2 -Test; in jedem Fall $p < 0,01$).

Von den ♀♀ sang nur ♀ 4 regelmäßig andere Wellensittiche an. Sie richtete dieses Verhalten in der gesamten Beobachtungszeit 8mal auf den Partner und 13mal auf andere ♂♂.

9. Kraulen und Schnabelberühren

Kraulen war eine verhältnismäßig seltene Verhaltensweise. Daher ließ sich nicht sichern, daß jeder Vogel den Partner häufiger als andere Vögel kraulte, für alle 8 Tiere zusammen war dieser Unterschied aber signifikant (Randomization Test, $p=0,008$). In den 32 Beobachtungsstunden kraulten die Vögel 54 mal ihre Partner und nie andere Vögel.

36 Std. Beobachtung 6 anderer, ca. 9 Monate alter Vögel ergaben ein entsprechendes Ergebnis: Sie kraulten den Partner 84 mal, nie aber andere Wellensittiche.

♀ 2 machte einmal Schnabelberühren mit einem anderen ♂, 52 mal mit seinem Partner. Alle anderen Vögel zeigten Schnabelberühren ausschließlich mit dem Partner (in jedem Einzelfall signifikant). Schnabelberühren trat im Mittel 16,6 mal pro 30 min Zusammensitzen mit dem Partner auf und war die häufigste partnerbeschränkte Verhaltensweise.

Der Zusammenhang, in dem Kraulen und Schnabelberühren auftreten, wird unten (C. 14.) besprochen.

10. Füttern und Futterbetteln

Bis auf ♂ 4 fütterten alle ♂♂ ihre Partner signifikant häufiger als andere ♀♀ (Tab. 7). Während der gesamten Beobachtungszeit fütterte nur ♀ 4 einmal ihr ♂. Wenn ♂♂ erkranken, werden sie aber oft von ihren Partnerinnen gefüttert. Das gleiche berichtete NICOLAI (1956) vom Gimpel.

Füttern folgte in 52 % aller Fälle auf sich selbst. Zwischen Ansingen und Füttern bestand ein enger Zusammenhang. In 43 % der Fälle ging Ansingen dem Füttern voraus und folgte ihm in 38 % der Fälle (s. auch C. 14.).

Tab. 7: Füttern pro 30 min

Zusammensitzen

	Partner	andere ♀♀
♂ 4	11,8	3,7
♂ 7	19,3	0,0
♂ 8	6,9	0,0
♂ 9	20,0	0,0

Tab. 8: Futterbetteln pro 30 min

Zusammensitzen

	Partner	andere ♂♂
♀ 4	14,8	0,0
♀ 7	0,3	0,0
♀ 8	1,1	0,0
♀ 9	4,3	0,0

Das Futterbetteln der ♀♀ war absolut partnerbeschränkt. Es trat nur sehr selten auf (Tab. 8). Die ♀♀ ließen sich zwar ab und zu von ♂♂ füttern, die nicht ihre Partner waren, bettelten sie aber niemals an.

Zur Brutzeit betteln Wellensittich-♀♀ ihre Partner sehr häufig an.

11. Kopulation

Kopulationen sind außerhalb der Brutzeit selten. In den 32 Std. Beobachtungszeit wurden 8 Kopulationen mit dem Partner und 4 (von ♂ 4) mit einem fremden ♀ (♀ 1) beobachtet. Die Partnerbeschränktheit der Kopulation wurde am Beginn zweier Brutzeiten gemessen. Während dieser Zeit befanden sich jeweils 6 Wellensittichpaare in der Voliere, deren Aktivitäten gelegentlich für kurze Zeit protokolliert wurden. Auf diese Weise kamen 164 Beobachtungen kopulierender Vögel zusammen. 159 mal kopulierten Paarpartner miteinander, 5 mal nicht verpaarte Tiere. Diese 5 Kopulationen fanden zwischen ♀ 10 und ♂ 9 und ♀ 1 und ♂ 4 statt. Der Partner von ♀ 10 war krank und kopulierte nie mit ihr. Der Partner von ♀ 1 floh vor ihr, wenn sie sich nur wenig aggressiv verhielt. Dadurch kam dieses Paar nur sehr selten zur Kopulation. Beide ♀♀ kopulierten immer nur mit demselben Kopulationspartner, der über einige Monate derselbe blieb. Sie führten die partnerbeschränkten Verhaltensweisen meist gegenüber ihren Partnern aus und nur ausnahmsweise gegenüber ihren jeweiligen Kopulationspartnern (Kraulen nie, Schnabelberühren sehr selten), das gleiche galt für die beiden ♂♂, die beide fest verpaart waren.

12. Aggressives Verhalten

Unter diesen Oberbegriff fallen die 3 Verhaltensweisen Anfliegen, Hacken und Verdrängen, die nach BROCKWAY (1964a) in dieser Reihenfolge abnehmen der Aggressionsbereitschaft entsprechen.

Da ♂♂ diese Verhaltensweisen gegenüber allen ♀♀ nur sehr selten zeigten, führt Tab. 9 nur die Mittelwerte aus den Daten aller 4 ♂♂ auf.

Tab. 9: Aggressives Verhalten der ♂♂
(pro 30 min Zusammensitzen)
(Mittelwerte aus den Daten aller 4 ♂♂)

	Partner	andere ♀♀	♀♀/Partner
Anfliegen	0,09	0,47	5,2
Hacken	0,46	1,10	2,4
Verdrängen	0,74	0,94	1,3

Nach diesen Daten waren die ♂♂ anscheinend gegen ihre Partner weniger aggressiv als gegen andere ♀♀.

Die ♀♀ waren sehr viel aggressiver als die ♂♂. Anfliegen zeigten sie allerdings nie gegenüber ihren Partnern und nur 2 mal gegen andere ♂♂. ♀ 8 hackte pro 30 min Zusammensitzen ihren Partner genauso häufig (oder selten!) wie andere ♂♂. Die ♀♀ 4, 7 und 9 hackten ihre Partner seltener (♀ 7 und ♀ 9 signifikant) als andere ♂♂ (Abb. 6). Die ♀♀ verdrängten ihre Partner nicht signifikant häufiger (♀♀ 4 und 8) oder seltener (♀♀ 7 und 9) als andere ♂♂.

Pro 30 min Zusammensitzen hackten die ♀♀ andere ♂♂ im Mittel 11,6 mal so oft wie den Partner (20,9/1,8 mal), verdrängten aber andere ♂♂ nur 1,5 mal so häufig wie den Partner (10,6/7,0 mal). Die beiden Relationen unterscheiden sich signifikant voneinander (χ^2 -Test; p 0,001). Die ♀♀ waren also gehemmt, dem Partner gegenüber aggressive Verhaltensweisen zu zeigen. Dennoch waren sie anderen ♂♂ gegenüber recht aggressiv. Die Hemmung wirkte auf die stärker aggressive Verhaltensweise Hacken stärker als auf das weniger aggressive Verdrängen. Entsprechend zu dem bei Fischen (Cichliden) gebrauchten Begriff 'Beißhemmung' (LAMPRECHT 1973, REYER 1975) wird sie hier Hackhemmung genannt. Die wenigen Daten von den ♂♂ deuten an, daß auch sie eine Hackhemmung gegenüber dem Partner haben.

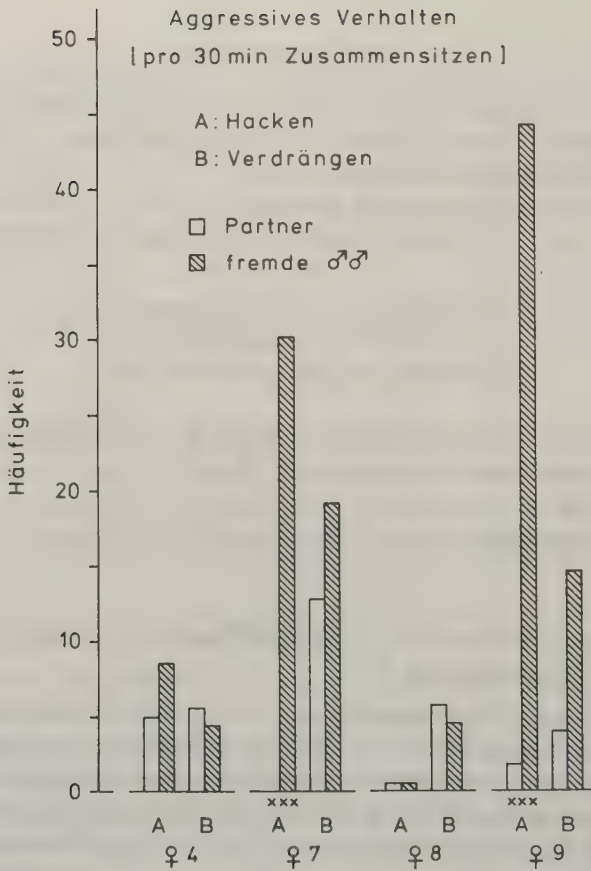


Abb. 6: Aggressives Verhalten der Wellensittich-♀♀. Symbole wie in Abb. 3

Durch Hacken vertrieben die ♀♀ ihre Partner im Mittel in 20 % aller Fälle (3/14) von ihrem Platz, andere ♂♂ in etwa 10 % der Fälle (13/170). Mit Verdrängen konnten sie ihre Partner in 25 % (20/80) und andere ♂♂ in 30 % (28/92) aller Fälle von ihrem Platz vertreiben. Die angegebenen Relationen sind alle nicht voneinander signifikant verschieden. Das aggressive Verhalten der ♀♀ war also gegenüber dem Partner und gegenüber anderen ♂♂ bezüglich der Distanzvergrößerung nicht sehr effektiv.

Aggressives Verhalten dient aber zwischen Artgenossen nicht nur zur Distanzvergrößerung. Nach HASSENSTEIN (1973) dient es auch dazu, die Befriedigung von Bedürfnissen durchzusetzen und läßt nach dem Erreichen des angestrebten Zustandes wieder nach. Wären die aggressiven Verhaltensweisen der Wellensittich- ♀♀ in dieser Hinsicht effektiv, sollten auf aggressive Verhaltensweisen nur selten weitere folgen müssen.

Mit Hilfe der Sequenzanalyse wurde untersucht, ob diesbezüglich ein Unterschied zwischen aggressivem Verhalten gegen den Partner und andere ♂♂ bestand. Hackte ein ♀ seinen Partner, folgte nur in 14 % aller Fälle eine der 3 aggressiven Verhaltensweisen, hackte sie ein anderes ♂ , folgte in 59 % weiteres aggressives Verhalten. Auf Verdrängen des Partners folgten weitere aggressive Verhaltensweisen in 10 % (8/80) auf Verdrängen anderer ♂♂ dagegen in 37 % (34/92). Diese Unterschiede sind gesichert (für Hacken $p < 0,05$; für Verdrängen $p < 0,01$).

Demnach erreichten die ♀♀ ihren Partnern gegenüber schneller einen Zustand, der weiteres aggressives Verhalten überflüssig machte als gegenüber anderen ♂♂ .

13. Fluchtverhalten

Unter dem Begriff Fluchtverhalten werden hier die beiden Verhaltensweisen 'fliegend ausweichen' und 'zu Fuß ausweichen' zusammengefasst. Letzteres entspricht nach BROCKWAY (1964a) geringerer Fluchttendenz.

Von den ♀♀ liegen nur wenige Daten vor, die Tab. 10 zusammenfasst. Alle ♀♀ wichen häufiger vor ihren Partnern zu Fuß aus als vor anderen ♂♂ . Diese Aussage gilt für jedes der ♀♀ . Ob dies eine relative Dominanz des männlichen Partners über sein ♀ widerspiegelt oder ein Artefakt des geringen Datenmaterials ist, läßt sich nicht entscheiden.

Tab. 10: Fluchtverhalten der ♀♀
(pro 30 min Zusammensitzen)
(Mittelwerte aus den Daten aller 4 ♀♀)

	Partner	andere ♂♂
Weicht fliegend aus vor	0,07	0,65
Weicht zu Fuß aus vor	2,30	0,70

♂♂ flohen viel häufiger vor ♀♀ als umgekehrt. Alle ♂♂ wichen seltener fliegend und ♂ 4 und ♂ 7 auch signifikant seltener zu Fuß vor dem Partner aus als vor anderen ♀♀ (Abb. 7). Fluchten waren also partnerbeschränkt selten. Die ♂♂ flohen am häufigsten, nachdem sie den Partner oder andere ♀♀ angesungen hatten.

Diese Befunde spiegeln recht gut die der Untersuchung des aggressiven Verhaltens der ♀♀ wieder, bei denen sich herausgestellt hatte, daß ♀♀ ihren Partnern gegenüber eine Hackhemmung haben.

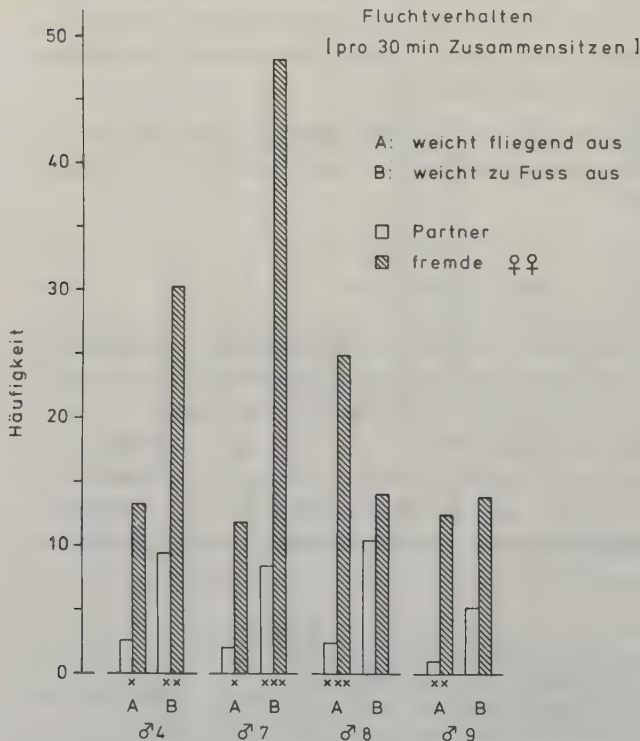


Abb. 7: Fluchtverhalten der ♂♂. Symbole wie in Abb. 3

14. Zusammenhang zwischen Füttern, Kraulen, Schnabelberühren und anderen Verhaltensweisen

Die 3 Verhaltensweisen Füttern, Kraulen und Schnabelberühren sind am deutlichsten partnerbeschränkt. Für Agapornis-Papageien entwickelten STAMM (1962) und WICKLER (1969) unterschiedliche Vorstellungen über den Zusammenhang dieser Verhaltensweisen untereinander und mit anderen Verhaltensweisen. Während STAMM eher dazu neigte, Schnabelberühren von Agapornis in Zusammenhang mit dem gegenseitigen Gefiederkraulen zu bringen, meinte WICKLER auf Grund von Ähnlichkeiten in der Form und der Orientierung des Verhaltens, es sei eher aus dem Füttern abzuleiten.

Die gleiche Frage stellt sich auch beim Wellensittich, bei dem BROCKWAY (1964b) andeutete, daß die Schnabelberührung mit dem Putzen des eigenen Gefieders in Zusammenhang stehen könnte. Zur weiteren Klärung dieser Frage - wenigstens für den Wellensittich - wurden alle Sequenzen der 4 ♂♂, in denen diese Verhaltensweisen vorkamen, untersucht. Da es sich um partnerbeschränktes Verhalten handelt, und da nur die ♂♂ füttern, sind hier nur Verhaltenswechsel im Beisein der Partner dargestellt. Daher stimmen in Tab. 11 Zeilen- und Spaltensumme häufig nicht überein. Die Erwartungswerte für diese Teilmatrix wurden aus der Gesamtmatrix aller (7022) Verhaltenswechsel der 4 ♂♂ errechnet. Die Sequenzen der ♀♀ wurden ebenso analysiert. Die Ergebnisse entsprechen denen der ♂♂ und werden daher meist nicht gesondert erwähnt.

Vom Kraulen liegen insgesamt nur 21 Beobachtungen vor. Schnabelberühren ging dem Kraulen häufiger voraus als erwartet und folgte auch häufiger darauf. Das gleiche galt für Putzen. Diese Trends ließen sich wegen des geringen Materials nicht sichern. Bei den ♀♀ geht Schnabelberühren ebenfalls dem Kraulen häufiger voraus als erwartet (15:1,3), folgt aber nie darauf. Außerdem trat Kraulen bei den ♀♀ deutlich gehäuft auf.

Füttern folgt sehr oft auf sich selbst. Vor und nach dem Ansingen füttern ♂♂ ihre Partner signifikant häufiger als erwartet. Putzen und Füttern traten seltener miteinander auf als erwartet.

Schnabelberühren kam signifikant häufiger als erwartet vor und nach Putzen und Ansingen vor. Es folgte auf sich selber, auf Kraulen und auf Fluchtverhalten häufiger als erwartet. Mit dem Füttern ließ sich kein Zusammenhang finden.

Abb. 8 gibt die signifikanten Beziehungen zwischen den Verhaltensweisen Flucht, Ansingen, Füttern, Putzen und Schnabelberühren und die nicht-

Tab. 11: VERHALTENSSERIENZEN DER  GEGENÜBER IHREN PARTNERINNEN

f o l g t									
	PUT	SIN	ANS	KRL	SBE	FUT	AGG	FLT	Summe :
PUT	76 11,4	9 3,7	61 18,5	8 1,0	48 7,3	1 6,4	1 0,6	6 4,5	210
SIN	9 3,7	34 1,2	16 6,1	1 0,3	4 2,4	0 2,1	1 0,2	1 1,5	66
ANS	59 18,5	14 6,1	124 30,0	0 4,3	19 11,8	67 10,3	6 0,9	68 7,3	357
KRL	3 1,0	2 0,3	3 4,3	2 0,9	4 0,7	0 0,6	0 0,1	0 0,4	14
SBE	43 7,3	2 2,4	27 11,8	10 0,7	25 4,7	4 4,1	0 0,4	8 2,9	119
FUT	0 6,4	0 2,1	61 10,3	0 0,6	0 4,1	82 3,6	0 0,3	1 2,5	144
AGG	3 0,6	0 0,2	5 0,9	0 0,1	0 0,4	0 0,3	1 0,1	3 0,2	12
FLT	11 4,5	1 1,5	57 7,3	0 0,4	6 2,9	0 2,5	1 0,2	7 1,2	83
Summe :	204	62	354	21	106	154	10	94	1005

g
e
h
t

v
o
r
a
u
s

Die Erwartungswerte in dieser Matrix wurden aus der Gesamtmatrix aller 7022 Verhaltenswechsel der 4  er-
rechnet. Abkürzungen: PUT=Putzen; SIN=Singen; ANS=Ansingen; KRL=Kraulen; SBE=Schnabelhühen; FOT=Füttern;
AGG=Aggressive Verhaltensweisen (Anfliegen, Hacken und Verdrängen zusammen); FLT=Flucht (Fliegend auswei-
chen und zu Fuß ausweichen zusammen).

signifikanten Beziehungen von Kraulen zu diesen Verhaltensweisen wieder. Die Beziehung zwischen Putzen und Füttern scheint eher inhibitorisch zu sein (vgl. Tab. 11), obwohl beide sehr häufig zusammen mit Ansingen auftreten.

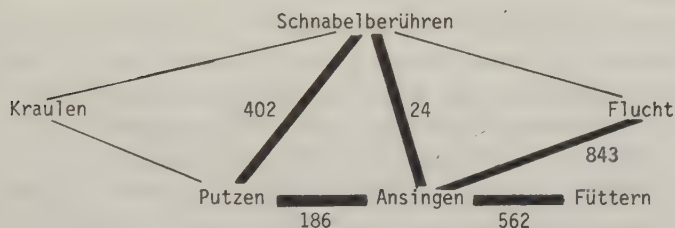


Abb. 8: Übergänge zwischen einigen Verhaltensweisen. Die Linien geben an, welche Übergänge häufiger als erwartet auftreten. Dicke Linien: signifikant häufiger als erwartet. Neben den Linien sind die χ^2 -Werte angegeben (df=1).

Folgen 2 Handlungen häufig aufeinander, kann man daraus mit hoher Wahrscheinlichkeit auf gemeinsame (innere oder äußere) verursachende Faktoren schließen (HINDE 1973). Putzen kann häufiger neben dem Partner oder neben anderen gegengeschlechtlichen Wellensittichen auftreten. Schnabelberühren kommt aber fast nur mit dem Partner vor. Also kann der Zusammenhang zwischen Putzen und Schnabelberühren nicht allein auf der (inneren) Putzbereitschaft eines Individuums beruhen. Zusätzlich zur Putzbereitschaft sind noch spezifische (äußere) Reize des Partners nötig, um Schnabelberühren zu verursachen. Entsprechende Überlegungen gelten wohl auch für den Zusammenhang zwischen Ansingen und Füttern.

Die Ergebnisse der Sequenzanalyse machen für den Wellensittich einen engeren Zusammenhang zwischen (Kraulen,) Schnabelberühren und Putzen einerseits und Ansingen und Füttern andererseits wahrscheinlich. Diese Schlußfolgerung kann man selbstverständlich nicht direkt auf den Zusammenhang der entsprechenden Verhaltensweisen bei Agapornis ausdehnen.

D. INTERINDIVIDUELLE VERHALTENSUNTERSCHIEDE

Dem Beobachter fallen zuerst qualitative Unterschiede im Verhalten verschiedener Tiere auf. Hierzu gehören z.B. Individuen-typische Körperhaltungen beim Ansingen und Singen, Gesangsunterschiede und Aktivitätsunterschiede. Diese Unterschiede können aus dem vorhandenen Material nicht belegt werden.

In der absoluten Häufigkeit, mit der verschiedene Verhaltensweisen beobachtet wurden, gab es zwischen den beobachteten Individuen z.T. erhebliche Unterschiede (Tab. 12). Ebenso bestanden in der Wahrscheinlichkeit des Auftretens verschiedener Verhaltensweisen neben dem Partner, neben anderen Wellensittichen oder allein sitzender Vögel große interindividuelle Unterschiede. Beispiele hierfür sind Putzen (Abb. 3), Ansingen (Abb. 4), aggressives Verhalten der ♀♀ (Abb. 6) und Fluchtverhalten der ♂♂ (Abb. 7).

In Abb. 9a und 9b wurde versucht, diese Unterschiede zwischen Individuen zusammenfassend darzustellen.

Dort ist für jeden Vogel von links nach rechts aufgetragen, wie häufig er jede Verhaltensweise allein ausführte bzw. gegen die verschiedenen Interaktionspartner richtete. Die Werte sind bezogen auf 30 min Zusammen- bzw. Alleinsitzen. Die Spalten stellen dar, in welchen Situationen die Tiere die Verhaltensweisen äußerten, nämlich Allein (A), neben dem Partner (P), neben ♂♂ (♂) oder neben ♀♀ (♀) sitzend. Die Situation, in der das jeweilige ♂ bzw. ♀ eine Verhaltensweise pro 30 min am häufigsten äußerte, wurde für dieses ♂ bzw. ♀ und die betreffende Verhaltensweise 100 % gesetzt und die Häufigkeit derselben Verhaltensweise in den anderen Situationen darauf bezogen. Für jede Verhaltensweise sind die so errechneten Häufigkeitsverteilungen für alle 4 ♂♂ bzw. alle 4 ♀♀ untereinander dargestellt.

In Abb. 9a sieht man z.B., daß ♂ 4 sich am häufigsten allein sitzend putzte, weniger häufig neben dem Partner, noch seltener neben ♂♂ und am seltensten neben anderen ♀♀. Die Absolutwerte dieser Häufigkeiten pro 30 min Zusammensitzen wurden mit dem χ^2 -Test mit den entsprechenden Werten aller anderen ♂♂ verglichen. Auf diese Weise wurden die Wahrscheinlichkeiten des Auftretens verschiedener Verhaltensweisen in verschiedenen Situationen für alle ♂♂ und alle ♀♀ untereinander verglichen.

In den Wahrscheinlichkeiten des Auftretens von Putzen unterschieden sich die ♂♂ bis auf ♂ 4 und ♂ 8 signifikant ($0,01 > p < 0,001$) voneinander, ebenso auch die ♀♀ ($0,01 > p < 0,001$) bis auf ♀ 4 und ♀ 7 und ♀ 4 und ♀ 8. Bezüglich des Singens unterschieden sich nur die ♂♂ 7 und 9 signifikant voneinander ($p < 0,01$), während sich alle ♀ bis auf ♀ 4 und ♀ 8 und ♀ 8 und ♀ 9 signifikant voneinander unterschieden ($0,01 > p < 0,001$). Mit Ausnahme von ♂ 8 und ♂ 9 unterschieden sich auch bezüglich des Ansingens alle ♂♂ signifikant voneinander. ♀♀ sangen zu selten^{an}, als daß sie hätten

Tab. 12: Absolute Häufigkeiten von Verhaltensweisen der 4 ♂♂ während je 4 Beobachtungs-Std.: Allein sitzend (A), gegenüber dem Partner (P), gegenüber ♂♂ (♂) und gegenüber ♀♀ (♀).

Abkürzungen: PUT=Putzen; SIN=Singen; ANS=Ansingen; KRL=Kraulen; SBE=Schnabelberühren; FÖT=Füttern; ANF=Anfliegen; HAK=Hacken; VER=Verdrängen; FFL=Fliegend ausweichen; FZF=zu Fuß ausweichen.

♂ 4:

	PUT	SIN	ANS	KRL	SBE	FÖT	ANF	HAK	VER	FFL	FZF
A	21	10	8	0	0	0	0	0	0	0	0
P	33	12	90	5	36	23	0	1	1	5	18
♂	28	15	0	0	0	0	7	15	9	39	12
♀	35	16	195	0	0	11	0	1	3	39	90

♂ 7:

	PUT	SIN	ANS	KRL	SBE	FÖT	ANF	HAK	VER	FFL	FZF
A	8	25	2	0	0	0	0	0	0	0	0
P	142	10	176	12	71	71	1	1	2	7	31
♂	18	20	13	0	0	0	28	16	32	9	15
♀	11	3	116	0	0	0	1	2	3	14	57

♂ 8:

	PUT	SIN	ANS	KRL	SBE	FÖT	ANF	HAK	VER	FFL	FZF
A	27	65	41	0	0	0	0	0	0	0	0
P	50	29	123	1	39	21	0	0	5	7	31
♂	15	27	53	0	0	0	15	13	31	26	23
♀	11	9	12	0	0	0	0	1	0	16	9

♂ 9:

	PUT	SIN	ANS	KRL	SBE	FÖT	ANF	HAK	VER	FFL	FZF
A	16	37	12	0	0	0	0	0	0	0	0
P	58	42	70	7	35	43	0	3	0	2	10
♂	38	50	69	0	0	0	9	13	26	75	33
♀	17	39	49	0	0	1	2	3	0	19	21

auf Unterschiede getestet werden können. Im aggressiven Verhalten (Hacken und Verdrängen zusammengefasst) unterschied sich ♀ 4 nicht von ♀ 7 und ♀ 8, alle anderen Kombinationen waren verschieden ($0,05 > p < 0,001$). Im Fluchtverhalten (zu Fuß ausweichen und fliegend ausweichen zusammengefasst) unterschied sich ♂ 9 von allen anderen ♂♂ ($0,05 > p < 0,001$), die untereinander keine Verschiedenheit zeigten.

Wenn 2 Vögel miteinander interagieren, ist sehr schwer zu sagen, in welchem von beiden die Ursache für eine bestimmte Eigentümlichkeit im Verhalten eines der beteiligten Individuen lag. Da alle hier verglichenen Verhaltensweisen in mehr oder minder sozialem Bezug stattfanden, stellt sich das Problem, ob wirklich das Verhalten der getesteten Individuen verschieden war, oder ob die Unterschiede ihre Ursache in verschiedenen Reizen aus der Umwelt hatten. Da alle Tiere die gleiche Möglichkeit hatten, mit den anderen Wellensittichen in der Voliere zu interagieren, und auch die unbelebte Umwelt gleich war, standen alle Tiere mindestens potentiell den gleichen Umweltreizen gegenüber. Da sie sich dennoch unterschiedlich verhielten, müssen sie aus dieser Vielzahl von Reizen entweder verschiedene ausgewählt haben oder auf dieselben Reize unterschiedlich reagiert haben. In beiden Fällen lägen aber Unterschiede in der Organisation des Verhaltens verschiedener Individuen vor.

Die gemessenen Verhaltensweisen sind lediglich Indikatoren dieser Verschiedenheiten.

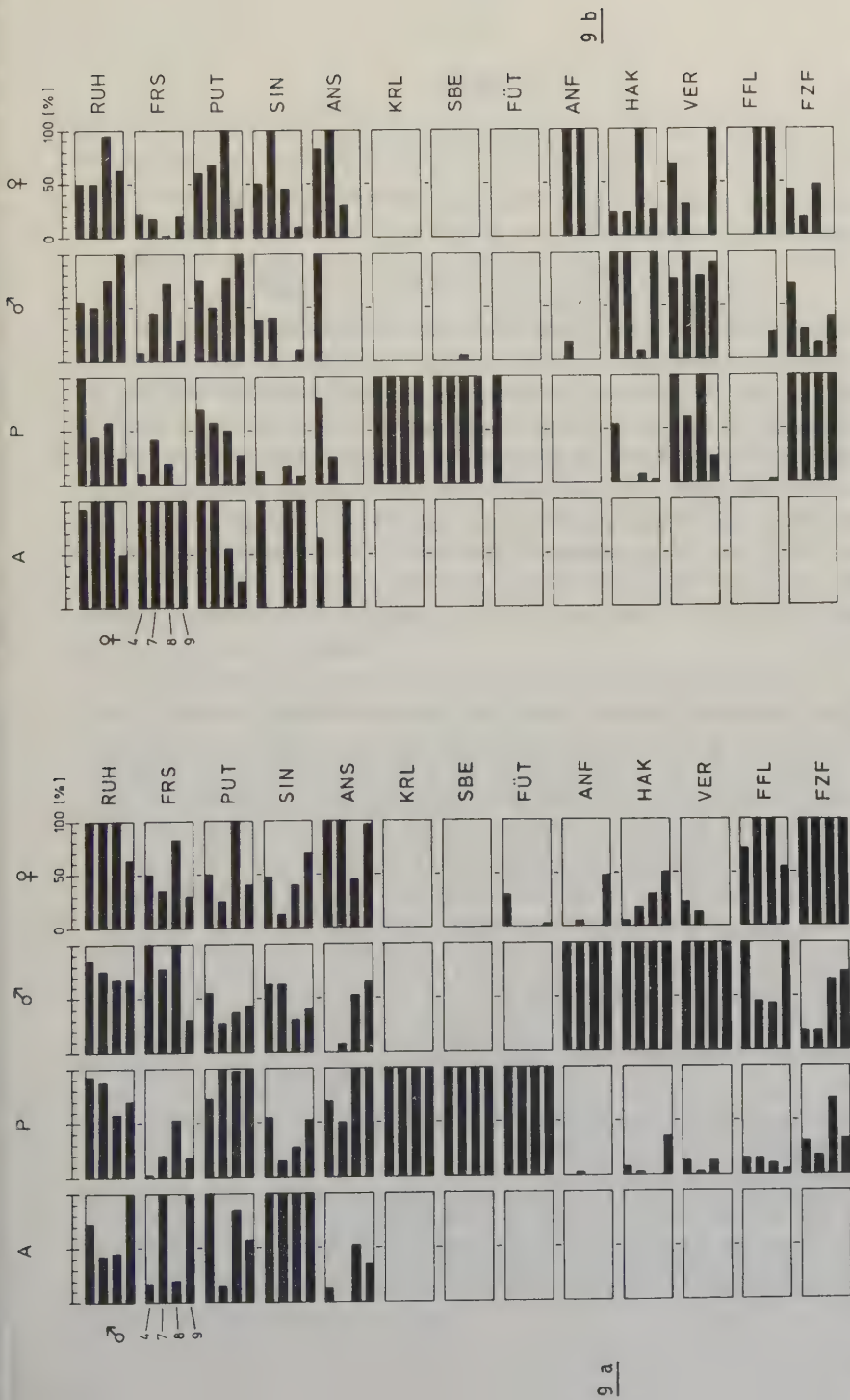


Abb. 9: Interindividuelle Verhaltensunterschiede. 9a: 4 ♂♂, 9b: 4 ♀♀. A=Allein; P=Partner; RUH=Ruhe; FRS=Fressen; PUT=Putzen; SIN=Singen; ANS=Ansing; KRL=Kraulen; SBE=Schnabelberühren; FÜT=Füttern; ANF=Anfliegen; HAK=Hacken; VER=Verdrängen; FFL=Fliegt fliegend; FZF=Fliegt zu Fuß. Weitere Erläuterungen im Text.

E. DISKUSSION

Mögliche Gefangenschaftseinflüsse

Wellensittiche brüten in Australien in Höhlen aller Art am Rande von Wasserläufen (FORSHAW 1973), und die Abstände zwischen benachbarten Paaren sind dort ganz wesentlich größer als in einer Voliere. Dadurch interagieren vermutlich Tiere benachbarter Paare nur äußerst selten, zumal die ♂♂ viel Zeit in großer Entfernung von der Höhle mit der Nahrungssuche verbringen. Unter diesen Bedingungen kann man Partnerbevorzugung kaum messen. Die Situation im ungebunden umherstreifenden Schwarm ist unbekannt. In Gefangenschaft testet man also in einer wahrscheinlich sehr künstlichen Situation, welche Verhaltensweisen durch einen speziellen Mechanismus im Tier besonders partnerspezifisch gemacht werden. Dieser Mechanismus wird möglicherweise im Freiland viel weniger beansprucht und fällt daher in Gefangenschaft eher auf, was Untersuchungen an gefangenen gehaltenen Vögeln einen eigenen Wert gibt. Ähnlich schätzten KUMMER und KURT (1965) den Wert vergleichender Verhaltensstudien an Mantelpavianen ein.

Welcher Mechanismus bringt die Partnerbeschränkung zustande?

In Abschnitt B. wurde gezeigt, daß Paarpartner nicht allein durch gemeinsame Ortsbevorzugungen beieinander gehalten werden. Da die Tiere zueinander finden, wenn sie sich kurzfristig aus den Augen verloren haben, müssen sie einander an irgendwelchen Individualmerkmalen erkennen (d.h. unterscheiden und wiedererkennen). Mindestens muß aber einer der beiden Paarpartner den anderen erkennen können. Die bei ♂♂ und ♀♀ gefundene Partnerspezifität vieler verschiedener Verhaltensweisen spricht allerdings dafür, daß beide Partner eines Paares einander individuell erkennen. Weiter spricht dafür die funktionelle Zweckmäßigkeit, da sonst einer der Paarpartner gegen 'Betrug' durch einen dritten nicht abgesichert wäre. Individuelles Erkennen ist der einfachste Mechanismus, der alle gefundenen Partnerbeschränkungen erklären kann. Ein direkter Nachweis der Fähigkeit zu individuellem Erkennen in beiden Geschlechtern wird in Teil 2 dieser Arbeit erbracht.

Nun sind aber nicht alle sozialen Verhaltensweisen partnerbeschränkt. Individuelles Erkennen des Partners kann nur erklären, warum alle partnerbeschränkten Verhaltensweisen ausschließlich (oder fast ausschließlich)

auf ein Individuum gerichtet werden, nicht aber, warum nur bestimmte Verhaltensweisen partnerbeschränkt sind. Die Ursachen für das letztere muß man in anderen Eigenschaften des Individuums suchen.

Innere Ursachen der partnerbeschränkten Verhaltensweisen

Aufsuchen des Partners, Kraulen, Schnabelberühren, Flüttern, Kopulieren und die Hackhemmung der ♀♀ bzw. die Seltenheit der Fluchten bei ♂♂ waren bei allen Wellensittichen partnerbeschränkt. Diese Verhaltensweisen können keinem einheitlichen Trieb zugeordnet werden. Kraulen und Schnabelberühren standen in einem engeren Zusammenhang mit der Putzbereitschaft, Flüttern in einem engeren mit der Balzbereitschaft. Auch die Kopulation war partnerbeschränkt. Schnabelberühren und Kraulen kann man nicht als sexuelle Handlungen mit niedrigerem Schwellenwert deuten, denn die je 2 ♂♂ und ♀♀, die außer dem Partner noch 'Kopulationspartner' (s.S. 19) hatten, zeigten diese Verhaltensweisen nur sehr selten bzw. nie ihren Kopulationspartnern gegenüber.

Zu wieder ganz anderen Verhaltensbereichen gehören Aggression und Flucht. LAMPRECHT (1973) und REYER (1975) haben auf Grund von Untersuchungen an Fischen vorgeschlagen, daß aggressives Verhalten durch die Wahrnehmung der individuellen Merkmale des Partners spezifisch ihm gegenüber gehemmt würde. Diese Erklärung kann hier für die Hackhemmung der ♀♀ direkt übernommen werden. Die partnerbeschränkte Seltenheit der Fluchten der ♂♂ kann man hinreichend aus der Seltenheit der Angriffe der ♀♀ gegen ihre Partner erklären.

FISCHER (1965) und WICKLER und SEIBT (1972) schlugen für partnerbeschränkt auftretendes Verhalten der Graugans und der Garnele *Hymenocera* einen Bindungstrieb vor, der die Paarbindungszeremonie der Graugans bzw. das Paarsitzen bei *Hymenocera* erklären könnte. An einigen der beim Wellensittich gefundenen partnerspezifischen Verhaltensweisen sind aber höchstwahrscheinlich - neben einem eventuellen Bindungstrieb - andere Motivationen, wie etwa der Sexualtrieb oder die Putzbereitschaft, beteiligt. Demnach müßte der Bindungstrieb bei gleichzeitiger Aktivierung mit einer der oben genannten Bereitschaften zu einer für die jeweilige Mischung spezifischen partnerbeschränkten Verhaltensweise führen. Für den Zusammenhang zwischen Furcht und Bindungsverhalten hat BISCHOF (im Druck) ein hypothetisches Modell aufgestellt, das solche Interaktionen zwischen internen Variablen vorsieht.

Der funktionelle Aspekt des Paarzusammenhaltes

WICKLER und SEIBT (1975) interpretierten das Kennenlernen von Individuen und den Aufbau einer Erwartung, wie der andere (re-)agiert, als Anpassungsvorgang, der der Ökonomisierung des Lebens dient, indem er das Auftreten unerwarteter Ereignisse selten macht. Da die Organisation des Verhaltens verschiedener Wellensittiche nach den Ergebnissen in Abschnitt D. deutlich unterschiedlich ist, würde sich eine solche Ökonomisierung der Beziehungen zu anderen Individuen für diese Tiere lohnen. Individuelles Erkennen und langzeitige Verpaarung sind 2 Faktoren, die den Aufbau einer solchen Erwartung, wie der Partner (re-)agiert, begünstigen.

In der Literatur gibt es bereits deutliche Hinweise darauf, daß Paarpartner sich in ihrem Verhalten aufeinander einstellen. Von Kolkraben beschrieb GWINNER (1964), daß im Laufe längerer Verpaarung das Balzimponieren seltener auftrat, während sich im Balzfüttern verschiedener Paare unterschiedliche 'Rituale' herausbildeten. Ähnliches beschreiben DILGER (1960 und mündl. Mitt.) von Agapornis-Papageien und FISCHER (mündl. Mitt.) von Graugänsen. Untersuchungen von v. HELVERSEN und WICKLER (1971) und GÖNNIGMANN (1973) zum Aufbau des Drongo-Duettsanges zeigten, daß verschiedene Paare unterschiedliche Duettsänge singen. Die Partner eines Paares singen teils nach ihrem Eigenprogramm, teils antworten sie auf Gesangselemente des Partners. Diese Antwortbeziehung entwickeln die Vögel anscheinend im Laufe der Verpaarung durch Lernen. Es gibt sogar Hinweise, daß sie lernen, bestimmte Elementfolgen des Partners vorherzusehen. In allen diesen Beispielen haben die Tiere offensichtlich gelernt, die Reaktionen und Handlungsbereitschaften des Partners immer besser einzuschätzen und ihre Reaktionen darauf einzustellen.

Wellensittiche werden durch den Gesang von Artgenossen sexuell stimuliert (BROCKWAY 1969) und ihre Gonaden bleiben auf diese Weise wahrscheinlich auch im Freileben das ganze Jahr über aktiv, wie dies für den Zebrafinken nachgewiesen wurde (FARNER mündl. Mitt. in IMMELMANN 1963). Die Paare bilden sich außerhalb der Brutzeit im Schwarm und bleiben das ganze Jahr über zusammen. IMMELMANN (1963) bezeichnete diesen Typus der Paarbildung und des Paarzusammenhaltes als '♂-♀' Typus im Gegensatz zu dem in gemäßigten Breiten häufigeren '♂-Nest' Typus oder '♂-Revier' Typus. Der ständige Zusammenhalt der Paare außerhalb der Brutzeit im Schwarm hat sich wahrscheinlich unter dem Selektionsdruck der Unvorhersagbarkeit günstiger Brutbedingungen im ariden Zentralaustralien gebildet (IMMELMANN 1963). Auf diese Weise können die Paare bei Eintritt günstiger Bedingungen (Regen) mit minimaler Verzögerung (wenige Tage bis 2 Wochen) zu

brüten beginnen und so ihren Fortpflanzungserfolg in der kurzen, für die Jungenaufzucht günstigen Zeit maximieren. Bei zwei unter ganz anderen Bedingungen lebenden Vogelarten (Möwen) konnten COULSON (1966) und MILLS (1973) zeigen, daß Paarpartner, die wieder miteinander brüten, höheren Bruterfolg haben als Vögel mit gleicher Bruterfahrung, die das erste Mal miteinander brüten.

Die partnerbeschränkten Verhaltensweisen könnten die Funktion haben, den Zusammenhalt zwischen den Partnern eines Paares zu festigen. Da allerdings der Paarzusammenhalt meist nach dem Auftreten partnerbeschränkter Verhaltensweisen definiert wird, kann diese Hypothese erst überprüft werden, wenn eine unabhängige Definition des Paarzusammenhaltes gefunden ist.

TEIL II: NACHWEIS UND ANALYSE
DES INDIVIDUELLEN ERKENNENS
DURCH LERNVERSUCHE

A. EINLEITUNG

Wellensittiche erkennen einander individuell. Dieses Ergebnis der Verhaltensbeobachtungen sollte mit einer unabhängigen Methode bekräftigt und die zu Grunde liegende Leistung weiter analysiert werden. Lernversuche erschienen für dieses Vorhaben besonders geeignet, weil man damit unter gut kontrollierten Bedingungen analysieren kann, welche Art von Reizen für das individuelle Erkennen wichtig sind.

Bisher wurde nur selten der Nachweis versucht, daß Vögel einander allein auf Grund optischer Merkmale erkennen können (BENNETT 1939, GUHL und ORTMAN 1953, NOBLE, WURM und SCHMIDT 1938, TSCHANZ 1959 für das Eierkennen der Trottellumme).

Hingegen gibt es viele eindeutige Beweise, daß Vögel einander allein an der Stimme erkennen können (z.B. COWAN 1974, EMLEN 1971, FALLS und BROOKS 1966, INGOLD 1973, MUNDINGER 1970, TSCHANZ 1968, WHITE 1971; Zusammenfassung in: BEER 1970).

Vögel sind aber als 'Augentiere' bekannt; so jagen die meisten optisch (Suchbild - TINBERGEN 1960, CROZE 1970, MÖLLER 1974). Ihre visuelle Selektivität wird durch viele Mimikry-Systeme, die sich vermutlich unter dem Selektionsdruck optisch jagender Vögel bei Insekten entwickelt haben, eindrucksvoll belegt (WICKLER 1968). Vögel erkennen auch Feinde an optischen Merkmalen (CURIO 1975, HINDE 1954, SCHLEIDT 1961). Im Sozialverhalten der meisten Vogelarten spielen optische Auslöser eine wesentliche Rolle (z.B. HOWELL und BARTHOLOMEW 1952, IMMELMANN 1959, LORENZ 1941, MARLER 1961, NICOLAI 1964, 1968 a und b, STOUT und BRASS 1969, TINBERGEN 1959, TSCHANZ 1959), wofür die Prachtkleider sexualdimorpher Vogelgruppen (z.B. Phasianidae, Paradisaeidae) morphologische Belege liefern.

Die visuelle Leistungsfähigkeit der meisten Vogelarten kann also nicht bezweifelt werden. Wohl auf Grund methodischer Probleme ist aber über die Bedeutung optischer Merkmale für das individuelle Erkennen bei Vögeln viel weniger als über die Bedeutung akustischer Merkmale bekannt. Daher konzentrierten sich die Dressurversuche auf die Analyse des optischen Erkennens.

B. DRESSUREN AUF LEBENDE VÖGEL

1. Methode

Haltung der Versuchstiere: 2 ♂♂ und 3 ♀♀ - im folgenden 'Dressurvögel' genannt - wurden auf die Unterscheidung von Wellensittichen dressiert. Sie und die Vögel, zwischen denen sie unterscheiden sollten, - im folgenden 'Wahlvögel' genannt - wurden gemeinsam in einem Raum - einzeln oder zu zweit gekäfigt - unter Kunstlicht im 12 Std.-Tag gehalten.

Dressurmethode: Die Dressurtiere wurden im Laufe der Andressur auf ca. 80 % ihres vorherigen Gewichtes bei freier Nahrungsaufnahme gebracht. Zur Dressur kam der Dressurvogel in einen Y-Wahlkäfig im Nachbarraum. Die Räume waren gegeneinander schallisoliert. Abb. 10 zeigt die Dressurapparat. Das Dressurtier kam in den hinteren Schenkel des Wahlkäfigs, der durch eine hochziehbare PVC-Scheibe abgeschlossen war. In den beiden Seitenkäfigen befand sich je ein Wahlvogel. Lief das Dressurtier nach dem Hochziehen der Scheibe zu dem vom Versuchsleiter ausgewählten 'Positivvogel', durfte es dort 10-15 sec fressen. Wählte es den anderen Vogel, den 'Negativvogel', wurde es sofort von der dort leer stehenden Futterschale weg in den hinteren Schenkel des Wahlkäfigs zurückgetrieben, und die Scheibe wurde wieder herabgelassen. Wählte der Dressurvogel nicht innerhalb von 5 sec nach dem Hochziehen der Scheibe, wurde er durch Anblasen mit dem Ventilator aus dem hinteren Käfigabteil gescheucht. Die Scheibe und der Ventilator konnten vom Versuchsleiter aus einem abgedunkelten Nebenraum bedient werden, in den der Dressurvogel nicht hineinschauen konnte.

Die Seitenkäfige mit dem Positiv- und Negativvogel wurden umgesetzt, wenn die Scheibe am Ende eines Versuchsdurchgangs wieder hinter dem Dressurvogel verschlossen war. Das Dressurtier konnte die Handhabungen hören, aber nicht sehen. Die Seitenkäfige wurden nach jedem Versuchsdurchgang vom Ende der beiden Gänge weggenommen, auch wenn Positiv- und Negativvogel anschließend wieder auf dieselben Positionen kamen. Ebenso wurden die Futterschälchen jedesmal entfernt und frisch mit Futter gefüllt. Alle Handgriffe erfolgten immer in der gleichen Reihenfolge, um es dem Dressurvogel unmöglich zu machen, aus einem spezifischen Geräuschablauf Schlüsse auf die Positionen der beiden Wahlvögel in der nächsten Darbietung zu ziehen.

Der Austausch der Seitenkäfige erfolgte nach einer vorgegebenen Zahlenfolge. Es handelte sich um eine Zufallsfolge allerdings mit der Einschränkung

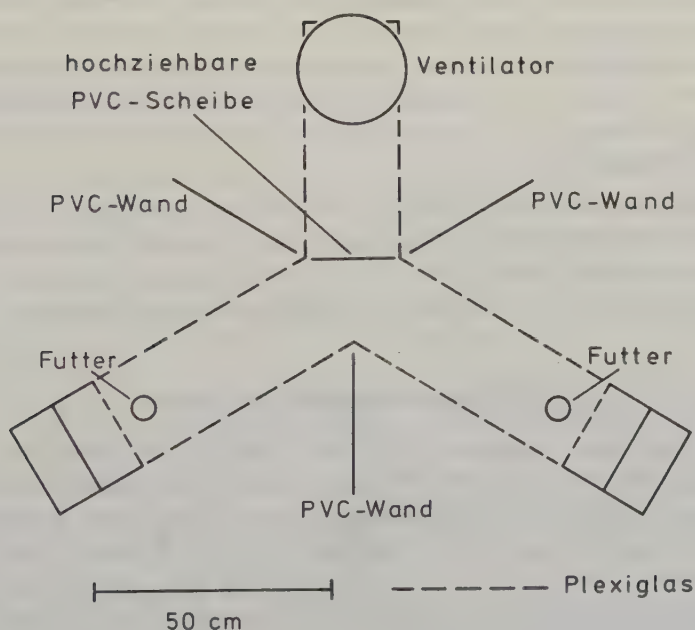
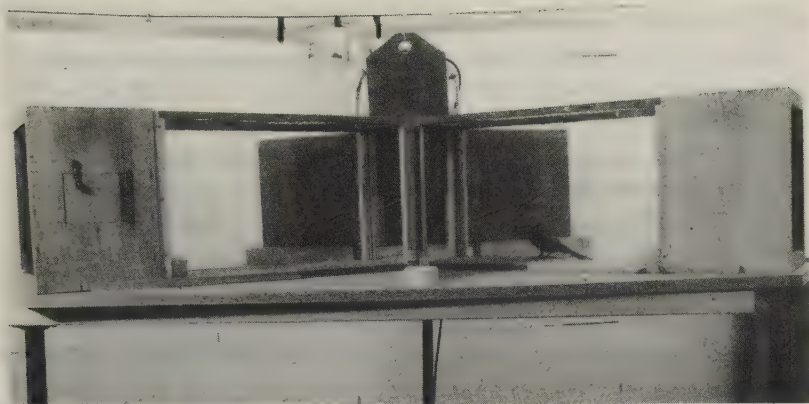


Abb. 10: Dressurkäfig. Die Vögel in den Seitenkäfigen am Ende der Gänge (im oberen Bild an der Holzwand zu erkennen) sitzen auf einer Sitzstange in 10 cm Höhe. Die Seitenkäfige sind nicht fest mit dem Dressurkäfig verbunden und können daher zwischen 2 Wahlen schnell umgestellt werden.

kung, daß derselbe Wahlvogel nicht mehr als dreimal hintereinander auf derselben Seite geboten werden durfte, um seitenstetigen Wahlen der Dressurvögel vorzubeugen (SUTHERLAND 1961). Diese 'Zufallsfolge' bestand aus 160 Zahlen, von denen mit täglich wechselndem Anfangspunkt 20 bis 50 für eine Dressursitzung benützt wurden. Die Dressurvögel mußten an 5 Tagen der Woche vormittags und nachmittags jeweils 20 bis 50 mal wählen. Wählten sie in ca. 70 % der Versuche richtig, bekamen sie im Mittel nur noch jedes 2. oder 3. mal eine Belohnung, um in den späteren Tests ohne Futter die Abschwächung der Wahlreaktion gering zu halten.

In allen 'Test' genannten Wahlversuchen, in denen die Dressurvögel auf ihren Lernerfolg oder auf Generalisation geprüft wurden, bekamen sie entweder beim Positiv- und Negativvogel kein Futter oder bei beiden Futter und durften auf beiden Seiten gleich lange sitzen bleiben.

Seitenstetigkeit: Bei der ersten Dressur, bei neuen Dressuraufgaben oder bei Veränderungen in der Dressursituation zeigten alle Vögel eine Tendenz, seitenstetig zu wählen. Diese Gewohnheit wurde dadurch gebrochen, daß die Vögel den Positivvogel solange auf der nicht bevorzugten Seite geboten bekamen, bis sie ihn dort wählten. Danach wurde die Dressur normal fortgesetzt.

Auswertung: Wählen die Dressurvögel zufällig oder seitenstetig, sollten Positiv- und Negativvogel gleich häufig gewählt werden, solange die Darbietungssequenz nicht geändert wird. Mit dem χ^2 -Test wurde geprüft, ob die Wahlergebnisse signifikant von diesem Erwartungswert abweichen.

2. Unterscheidung zweier Individuen

Die Dressurvögel brauchten meist 3 oder 4 Tage, um sich im Wahlkäfig einzugewöhnen und von sich aus zu wählen, sobald die Scheibe hochgezogen wurde. Nach 200 bis 400 solcher Wahlen zeigten die ♂♂ und nach 300-600 die ♀♀ deutlichen Lernerfolg (Abb. 11a und b). Die ♂♂ waren in der Dressursituation aktiver als die ♀♀ und machten einen weniger ängstlichen Eindruck. Sie saßen zwischen zwei Wahlen in Normalhaltung da, sangen ab und zu und zeigten im Gegensatz zu den ♀♀ kaum je eindeutige Fluchtreaktionen. Wahrscheinlich lernten sie deshalb schneller und erreichten früher als die ♀♀ ein einigermaßen stetiges Niveau bei ca. 85 % richtiger Wahlen.

♀ 12 sollte zunächst zwischen 2 Schwestern (♀ 13 Positivvogel, ♀ 14 Negativvogel) unterscheiden, die für den menschlichen Betrachter sehr ähnlich aussahen (vgl. Abb. 13, hinter S.40). Diese Unterscheidung lernte sie im Laufe von 650 Versuchen nicht einmal andeutungsweise (Abb. 11b,

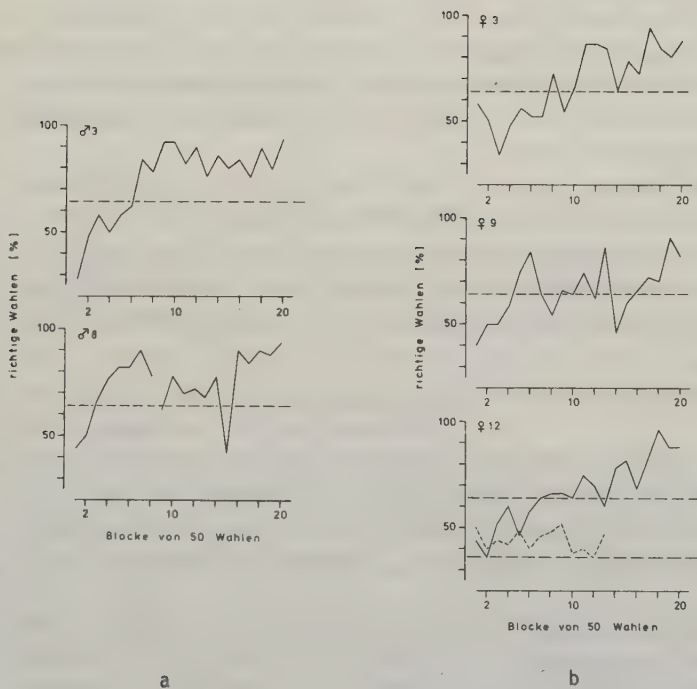


Abb. 11 a: Lernkurven der ♂♂. Prozentsatz richtiger Wahlen pro Block von 50 Wahlen. Werte oberhalb der gestrichelten Geraden sind signifikant ($p < 0,05$).

Oben: ♂ 3 wählte zwischen ♀ 3 (Partnerin, Positivvogel) und ♀ 2.

Unten: ♂ 8 wählte zwischen ♂ 12 (Positivvogel) und ♂ 13.

Die Dressur wurde nach dem 8. Block unterbrochen und 20 Tage später weitergeführt.

11 b: Lernkurven der ♀♀. Darstellung wie in a.

Oben: ♀ 3 wählte zwischen ♂ 3 (Partner, Positivvogel) und ♂ 11.

Mitte: ♀ 9 wählte zwischen ♂ 8 (Partner, Positivvogel) und ♂ 12.

Unten: ♀ 12 wählte zuerst zwischen ♀ 13 (Positivvogel) und ♀ 14 (gestrichelte Kurve).

♀ 12 wählte später zwischen ♀ 13 (Positivvogel) und ♀ 15 (durchgezogene Kurve).

Die untere gestrichelte Gerade gibt die Signifikanzgrenze für Falschwahlen ($p < 0,05$).

unten). Sie wählte den Positivvogel fast immer seltener als 50 %. Das lag an folgendem: Sie wählte sehr oft seitenstetig. Daraufhin wurde der Positivvogel jedesmal über mehrere Wahlen hin auf der nicht bevorzugten Seite belassen. Daher suchte sie ihn meist in weniger als 50 % der Wahlen auf.

Anschließend wurde ♀ 12 auf die Unterscheidung von ♀ 13 (Positivvogel) und ♀ 15 dressiert. Diese Unterscheidung lernte sie etwa gleich schnell, wie die anderen beiden Dressur-♀♀ die Unterscheidung ihrer Paarpartner von andern ♂♂ (Abb. 11b).

♂♂ und ♀♀ können also in der Regel zwischen 2 gleich- oder gegengeschlechtlichen Wellensittichen unterscheiden. Beide Unterscheidungen wurden in den Dressurversuchen gleich schnell gelernt. Ob der Positivvogel der Paarpartner ist oder ein anderer Vogel, hatte unter diesen Bedingungen keinen nachweisbaren Einfluß auf die Lerngeschwindigkeit.

3. Kontrollversuche

Einige Kontrollversuche sollten absichern, daß die Dressurvögel keine Möglichkeit hatten, aus dem Versuchsablauf Information über die Position des Positivvogels bei der nächsten Wahl zu gewinnen statt bei jeder Wahl die Wahlvögel neu zu unterscheiden, zu erkennen und dementsprechend zu wählen.

Sobald die 5 Dressurvögel gelernt hatten, regelmäßig den Positivvogel zu wählen, bekamen sie für 20-50 Wahlen Futter auf beiden Seiten oder auf keiner der beiden Seiten. Sie wählten alle auch unter diesen Bedingungen signifikant ($p < 0,01$) häufiger den Positivvogel. Sie konnten also weder selber das Futter wahrnehmen, noch zeigte der Positivvogel eine Reaktion auf das Futter im Futterschälchen, nach der sich die Dressurvögel gerichtet hätten.

Eine Änderung der Reihenfolge der Handgriffe beim Umstellen der Käfige führte ebenfalls zu keinen messbaren Veränderungen im Wahlverhalten der 5 Dressurvögel.

Setzte man nach 20 Wahlen den Positivvogel in den Käfig des Negativvogels und umgekehrt, wählten die 3 so getesteten Dressurvögel in den nächsten 20 Wahlen weiter signifikant den Positivvogel. Sie benutzten also auch nicht den Käfig statt des darin sitzenden Vogels als Erkennungsmerkmal.

Das Wahlverhalten von ♀ 12, die in 650 Versuchen nicht zwischen ♀ 13

und ♀ 14 zu unterscheiden lernte, belegt ebenfalls, daß der Versuchsablauf den Dressurvögeln keine Information über die zu wählende Seite lieferte. Das zeigen auch weitere, unten beschriebene Versuche, in denen die Vögel nicht zwischen Positiv- und Negativvogel unterscheiden konnten.

Schließlich wurde ♂ 3 mit 2 ihm bis dahin völlig unbekannten ♀♀ (♀ 7 und ♀ 8) getestet. Er wählte im Test 16:14. Dieser Wellensittich zeigte also auch keine Tendenz, seine Wahlreaktion von sich aus auf eine der beiden fremden ♀♀ festzulegen.

4. Tests mit jeweils einem neuen Wahlvogel

Nach dem Ergebnis der Kontrollversuche wählten die Dressurvögel zwischen den beiden Wahlvögeln und benutzten keine anderen Merkmale. Wenn sie die Wahlvögel individuell erkannten, sollten sie sie auch von anderen, noch nie in der Dressursituation gebotenen Vögeln (neuen Wahlvögeln) unterscheiden können. Um diese Voraussage zu prüfen, wurden die Dressurvögel mit jeweils einem neuen Wahlvogel getestet.

Ein neuer Vogel anstelle des Negativvogels: Hatten die Dressurvögel gelernt, signifikant häufiger den Positivvogel zu wählen, wurde getestet, ob sie ihn auch von neuen, in der Dressur noch nie gebotenen Vögeln unterscheiden könnten. In diesen Tests erhielten die Dressurvögel entweder bei beiden Vögeln Futter oder kein Futter und durften auf beiden Seiten gleich lang sitzen bleiben. Die Vögel konnten fast ausnahmslos (bis auf ♀ 9, die ♂ 8 nicht von ♂ 1 unterschied,) neue Vögel vom gewohnten Positivvogel unterscheiden (Tab. 13). ♀ 9 bewertete einen neuen Vogel (♂ 17) als positiv gegenüber dem gewohnten Positivvogel. Alle anderen Tiere wählten in diesen Tests bevorzugt den gewohnten Positivvogel und mieden den neuen (Negativ-)Vogel, obwohl die Versuchsanordnung ihnen keinen Hinweis gab. ♀ 12 wurde in 3 von 4 Fällen dressiert statt getestet, da sie sehr schnell seitenstetig wurde (Tab. 13). Sie kann in den jeweils 20 Wahlen aber kaum etwas gelernt haben.

Die Dressurvögel konnten ihren Positivvogel im Wahlversuch von 4-6 anderen Vögeln unterscheiden und kannten ihn demnach individuell.

Ein neuer Vogel anstelle des Positivvogels: Die Dressurvögel wurden auch vor die Wahl zwischen dem gewohnten Negativvogel und einem neuen Wahlvogel anstelle des Positivvogels gestellt (Tab. 14). Alle wählten signifikant häufiger den neuen Vogel, den 3 von ihnen in z.T. direkt vorhergehenden Tests als neuen (Negativ-)Vogel geboten bekommen und dem-

Tab. 13: TESTS MIT NEUEN VÖGELN ANSTELLE DES NEGATIVVOGELS

Dressur- tiere	Wahltiere	Wahlen	(χ^2 - p-Test)
♂ 3	♀ 3:♀ 5	45:5	0,001
	♀ 3:♀ 6	48:2	0,001
	♀ 3:♀ 8	16:4	0,01
	♀ 3:♀ 11	51:19	0,001
♂ 8	♂ 12:♂ 1	46:4	0,001
	♂ 12:♂ 3	29:1	0,001
	♂ 12:♂ 5	6:0	-
	♂ 12:♂ 14	18:2	0,001
	♂ 12:♂ 15	17:3	0,01
	♂ 12:♂ 16	18:2	0,001
♀ 3	♂ 3:♂ 5	39:20	0,02
	♂ 3:♂ 6	17:3	0,01
	♂ 3:♂ 9	36:14	0,01
♀ 9	♂ 8:♂ 1	11:9	0,7
	♂ 8:♂ 13	50:20	0,001
	♂ 8:♂ 14	19:1	0,001
	♂ 8:♂ 15	16:4	0,01
	♂ 8:♂ 16	16:4	0,01
	♂ 8:♂ 17	11:29	0,01
♀ 12	♀ 13:♀ 2	17:3	0,01
	♀ 13:♀ 5 ⁺)	18:2	0,001
	♀ 13:♀ 16 ⁺)	17:3	0,01
	♀ 13:♀ 17 ⁺)	16:4	0,01

⁺) Nicht Tests, sondern Dressuren gegen neue Vögel.

Tab. 14: TESTS MIT NEUEN VÖGELN ANSTELLE DES POSITIVVOGELS

Dressur- tiere	Wahltiere	Wahlen	(χ^2 - ^{p<} -Test)
♂ 3	♀ 9:♀ 2	45:24	0,02
	♀ 11:♀ 2	40:9	0,001
♂ 8	♂ 17:♂ 13	46:24	0,01
♀ 3	♂ 6:♂ 11	22:8	0,02
♀ 9	♂ 13:♂ 12	37:15	0,01
♀ 12	♀ 18:♀ 15 ⁺)	24:6	0,01

⁺) Dressur, nicht Test.

entsprechend bewertet hatten (vgl. Tab. 13 und 14). Die Dressurvögel hatten also offensichtlich im Laufe eines solchen Tests die neuen Vögel noch nicht zu bewerten gelernt. ♀ 12 wurde wieder nicht auf Unterscheidung des neuen Vogels getestet, sondern dressiert. Da ♀ 12 anfangs eine sehr viel längere Lernzeit gebraucht hatte, kann sie innerhalb von 30 Wahlen bei nur 6 falschen Wahlen den neuen Vogel nicht als Positivvogel erlernt haben.

Nach diesen Ergebnissen zogen alle Dressurvögel einen neuen (Positiv-) Vogel dem gewohnten Negativvogel vor.

Alle Dressurvögel erkannten beide im Wahlversuch gebotenen Vögel individuell. Sie bewerteten sie entsprechend der Dressur als zur Wahl stimulierenden bzw. die Wahl inhibierenden Reiz, wie das für einfachere Reize schon oft gezeigt wurde (TERRACE 1966). Da die Wahlvögel in den Dressurversuchen normalerweise nicht riefen, unterschieden die Dressurvögel Positiv- und Negativvogel offensichtlich visuell.

5. Lage optischer Erkennungsmerkmale am Wellensittich

Merkmale des Kopfes scheinen bei vielen Vögeln besonders wichtig für das individuelle Erkennen zu sein (GUHL und ORTMAN 1953, MARLER 1961, NICE

1943, NOBLE, WURM und SCHMIDT 1938). Um die Lage der für individuelles Erkennen wichtigen optischen Merkmale festzustellen, wurden Positiv- und Negativvogel entweder von unten oder von oben her durch Milchglas verdeckt und die Grenze bestimmt, von der ab die Dressurvögel nicht mehr zwischen beiden unterscheiden konnten. Die Dressur auf den Positivvogel lief während dieser Versuche weiter.

Für ♂ 3 liegen jedem Punkt in Abb. 12 30-58 Wahlen zugrunde, für ♂ 8 40-60 Wahlen und für ♀ 9 15-165 (im Mittel 70) Wahlen. ♂ 3 mußte zwischen Vögeln wählen, die von unten her verdeckt wurden.

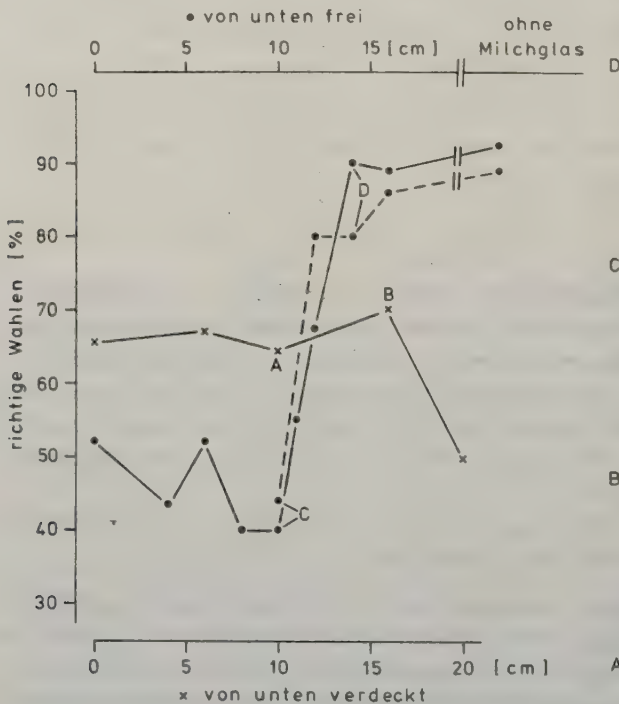


Abb. 12: Bestimmung des Verdeckungsgrades, von dem ab individuelles Erkennen nicht mehr möglich ist.
Untere Abszisse: Wahlvögel von unten her verdeckt. Der Grad der Verdeckung der Wahlvögel ist rechts für die Punkte A und B der Kurve von ♂ 3 (mit Kreuzen markiert) abgebildet.
Obere Abszisse: Wahlvögel von oben her verdeckt. Durchgezogene Kurve: ♀ 9. Gestrichelte Kurve: ♂ 8. Der Grad der Verdeckung der Wahlvögel an den Punkten C und D der Kurven ist rechts abgebildet.

Schwanz, Beine (mit Buntringen) und Unterkörper konnten vom Milchglas verdeckt sein (A in Abb. 12), ohne daß ♂ 3 schlechter wählte als in der normalen Dressur. Stellte man eine 16 cm hohe Milchglasscheibe vor Positiv- und Negativvogel (B in Abb. 12), reckten sie sich auf ihren Sitzstangen hoch, so daß gerade noch der Kopf zu sehen war. Auch unter diesen Bedingungen wurden Positiv- und Negativvogel von ♂ 3 noch eindeutig voneinander unterschieden. Hinter 20 cm hohem Milchglas waren die Vögel völlig verdeckt und ♂ 3 konnte sie nicht mehr unterscheiden.

Zeigte man umgekehrt den Dressurvögeln nur Schwanz und Unterleib (mit Beinen und Buntringen) der Wahlvögel, indem man bis auf die untersten 10 cm die Sicht auf die Vögel durch Milchglas verdeckte (C in Abb. 12), konnten weder ♂ 8 noch ♀ 9 zwischen ihnen unterscheiden. Wurde die Milchglasscheibe 14 cm hoch gezogen (D in Abb. 12), konnten beide Dressurvögel zwischen ihren Wahlvögeln unterscheiden.

Die Knickpunkte der Kurven liegen an verschiedenen Stellen je nachdem, ob man von oben oder von unten her die Wahlvögel verdeckte. Das lag daran, daß die Vögel in den Seitenkäfigen sich im ersten Fall auf der Stange sitzend bückten und unter der Scheibe herausguckten, während sie sich im zweiten Fall streckten und gerade noch über die Scheibe hinwegschauten. In beiden Fällen hörten die Dressurvögel auf, zuverlässig zu unterscheiden, wenn sie die Köpfe der Wahlvögel nicht mehr sehen konnten.

Der Kopf trägt also genügend Merkmale, um allein individuelles Erkennen zu ermöglichen. Da der Anblick des gesamten Körpers mit Ausnahme des Kopfes für eine Unterscheidung nicht ausreichte, sitzen in diesem Bereich entweder gar keine Individualmerkmale oder höchstens solche, die für sich allein dem Wellensittich keine Unterscheidung ermöglichen. Künstlich angebrachte Merkmale, wie Buntringe, benutzten die Dressurvögel nicht zur Unterscheidung.

6. Bedeutung der Kopfzeichnung für das (individuelle) Erkennen

Bei Wellensittichen variiert die Kopfzeichnung ganz auffällig. So sind Zahl und Größe der schwarzen Kehlflecken und die Größe des blauen Wangen- und gelben Stirnflecks von Tier zu Tier verschieden. Das gilt nicht nur für domestizierte Wellensittiche, sondern auch für freilebende, wie eine Prüfung von Bälgen (von Dr. de S. Disney in Australien gesammelt) im Australian Museum of Natural History in Sidney ergab. Diese Merkmale

verändern sich (besonders Kehlflecken und Wangenfleck) in der Mauser innerhalb kurzer Zeit sehr stark.

♀ 12 konnte bei der Erstdressur die beiden sehr ähnlichen Schwestern ♀ 13 und ♀ 14 (s. Abb. 13) nicht unterscheiden (Abb. 11b, unten). ♀ 12 konnte auch nach der Dressur auf Unterscheidung von ♀ 13 und ♀ 15 nicht zwischen ♀ 13 und ♀ 14 unterscheiden. Im Test bewertete sie ♀ 14 gegenüber ♀ 15 (wie zu erwarten) als Positivvogel (18:2). Dann bekam sie ♀ 14 und ♀ 18 als Wahlvögel geboten, die ihr beide neu waren. Sie bewertete aber ♀ 14 ohne Zögern gegenüber ♀ 18 als Positivvogel (21:9). Bei erneuter Dressur auf ♀ 13 gegen ♀ 14 (als Negativvogel) konnte sie zwischen beiden nicht unterscheiden und wählte 32:38 ($p > 0,4$).

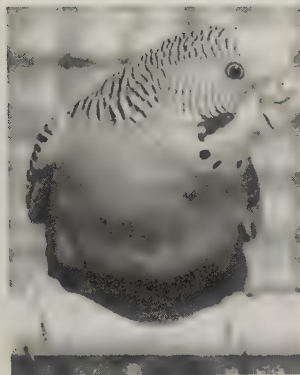
Es bot sich daher an zu testen, welche künstliche Veränderung von Kopfmerkmalen ♀ 12 eine Unterscheidung dieser beiden ♀♀ ermöglichen würde. Um zu testen, ob ♀ 12 überhaupt auf Veränderungen von Merkmalen des Kopfes reagierte, wurde zunächst das eindeutigste Geschlechtsmerkmal des Wellensittichs, die Wachshautfarbe, verändert. Männliche Wellensittiche haben eine blaue Wachshaut, weibliche eine braune. Mit Temperafarbe wurde die Wachshaut von ♀ 14 blau angemalt. Nun unterschied ♀ 12 die beiden signifikant (♀ 13:♀ 14, 17:3).

Als nächstes wurde die blaue Wachshautfarbe von ♀ 14 wieder abgewaschen und ihre schwarze Kehlfleckung mit gelben Tesafilmstücken völlig abgedeckt, so daß sie eine einheitlich gelbe Kehle hatte (Abb. 13). ♀ 12 wurde dann wieder auf die Unterscheidung von ♀ 13 und ♀ 14 dressiert. Von 80 Versuchen wählte sie 20 mal seitenstetig, in den übrigen 60 Wahlen lief sie 26 mal zu ♀ 13 und 34 mal zu ♀ 14 ($p > 0,4$). Sie war also nicht in der Lage, die Unterschiede in der Kehlfleckung zwischen den beiden ♀♀ als Unterscheidungsmerkmal zu benutzen oder innerhalb von 80 Versuchen zu erlernen.

Nach Entfernen der Tesafilmstückchen wurde dann der gelbe Stirnfleck von ♀ 14 vom Hinterkopf her mit schwarzer Wellenzeichnung etwa zur Hälfte bemalt (Abb. 13). Wieder vor die Wahl zwischen ♀ 13 und dem so veränderten ♀ 14 gestellt, wählte ♀ 12 signifikant häufiger ♀ 13 (29:11; $p < 0,01$), nachdem sie anfangs 30 Wahlen hindurch seitenstetig gewählt hatte. Es war nicht möglich, die schwarze Stirnzeichnung wieder vollständig von ♀ 14 abzuwaschen, ein grauer Schimmer blieb zurück. Als ♀ 12 wieder zwischen ♀ 13 und ♀ 14 unterscheiden mußte, zog sie ♀ 13 vor (17:3). ♀ 12 konnte also Merkmale der Stirn zur Unterscheidung der beiden ♀♀ benutzen. Immature Wellensittiche sind bis zum Schnabelansatz



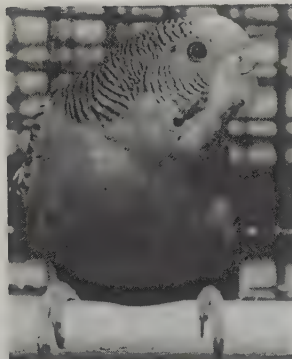
♀ 13



♀ 14



♀ 14



♀ 14

Abb. 13: Obere Reihe: Die beiden Schwestern, ♀ 13 und ♀ 14
 Untere Reihe: Links, ♀ 14 mit bemalter Stirn.
 Rechts, ♀ 14 mit abgeklebten Kehlflecken.

auf der gesamten Stirnfläche mit Wellen gezeichnet. Man kann also nicht sicher sein, daß dieser Versuch ein Individual- und nicht ein Altersmerkmal testete.

Ein anderer Versuch bestätigte, daß für Wellensittiche die Kehl- und Wangenflecken zur individuellen Erkennung nicht notwendig sind. Dieser Versuch prüft an 6 Wellensittichpaaren, ob die Partner nach 20-tägiger Trennung wieder zueinander finden würden, wenn Kehl- und Wangenflecken während der Trennungszeit vollständig abgeschnitten wurden.

6 Paare blieben 3 Wochen gemeinsam in einer Voliere. Zu dieser Zeit waren alle Tiere gut verpaart, d.h. die Paarpartner kraulten einander, machten Schnabelberührungen miteinander und die ♂♂ fütterten ihre Partnerinnen. Dann wurden alle 6 ♀♀ in eine den Paaren unbekannte Voliere umgesetzt. Die ♂♂ blieben in der ersten Voliere. Am 19. Tag der Trennung wurden allen Vögeln die schwarzen Kehl- und die blauen Wangenflecken vollständig abgeschnitten, sodaß sie gleichförmig gelbe Gesichter hatten. Die ♂♂ wurden am 20. Tag zu den ♀♀ in die Voliere gesetzt und die Paare sofort 1 1/2 Std. beobachtet. Am Abend desselben Tages und an den folgenden 2 Tagen wurden die Vögel morgens und abends je 1 Std. beobachtet.

Die Partner dreier Paare zeigten sofort wieder partnerspezifisches Verhalten miteinander. Bis zum Ende der Beobachtungszeit fanden die Partner von 2 weiteren Paaren wieder zueinander. Die Vögel des 6. Paares kümmerten sich weder umeinander noch um andere Vögel. Die Wahrscheinlichkeit dafür, daß sich von 6 Paaren 5 zufällig wieder so wie früher zusammenfanden, ist $p=0,0013$ (Berechnung dieser Wahrscheinlichkeit s. S.56).

Da sich die Paare also nicht zufällig wiederbildeten, müssen sich die Vögel auch ohne die Fleckenzeichnung am Kopf wiedererkannt haben. Sie könnten dafür andere optische oder auch akustische Merkmale (vgl. D. Beschreibung der Individualität der Distanzrufe) benutzt haben. Kehl- und Wangenflecken sind jedenfalls für das individuelle Erkennen von Wellensittichen nicht notwendig, was nicht bedeutet, daß sie nicht neben anderen Merkmalen für das Erkennen mitbenutzt werden könnten.

C. DRESSUREN AUF DIAS

1. Einleitung

Nach den bisher beschriebenen Versuchen kommt visuellen Reizen wahrscheinlich große Bedeutung für das Individuenerkennen zu. Um zu Aussagen über die relative Bedeutung von optischen und akustischen Reizen für das individuelle Erkennen zu kommen, sollte man beide getrennt manipulieren können. Dieser und die folgenden 2 Abschnitte beschreiben Versuche, die klären sollten, ob die Vögel auf rein optische bzw. rein akustische Darbietungen überhaupt in einer Weise reagieren, die man als individuelles Erkennen bezeichnen kann. Rein optische Darbietung wurde mit Farbdias versucht, rein akustische mit dem Vorspielen von Distanzrufen von Tonband.

2. Methode

Die beiden Dressur-~~o~~^{ff} wählten zuverlässiger (vgl. Abb. 11a und b) und machten insgesamt einen ruhigeren Eindruck in der Dressursituation als die ~~ff~~^{ff} (vgl. S. 34 unten). Deshalb wurden nur sie auf die Unterscheidung von Farbdias ihrer Wahlvögel dressiert. Abb. 14 zeigt den Versuchsaufbau für diese Dressuren (und für die Dressuren auf Unterscheidung der Distanzrufe, s.u.). An der Stelle der Seitenkäfige mit den lebenden Vögeln befand sich jetzt eine Milchglasscheibe, auf die Dias von Wellensittichen projiziert werden konnten. Diese Dias zeigten die Wahlvögel im Seitenkäfig sitzend an verschiedenen Stellen der Sitzstange und in verschiedenen Haltungen. Sie wurden so auf die Milchglasscheibe projiziert, daß die Vögel in natürlicher Größe abgebildet und von innen her seitenrichtig zu sehen waren (Abb. 15). Die Farbdias wurden mit einer 110 V 50 W Birne (Projektor: Revue A 240, mit Isco-Göttingen 1:2,8/85) aus 80 cm Entfernung auf die Milchglasscheibe projiziert. Die Hintergrundhelligkeit auf der Milchglasscheibe war größer als die bei Darbietung der lebenden Vögel. Die Dressurvögel wurden auf die Unterscheidung von je 10 bzw. je 16 verschiedenen Dias der Wahlvögel dressiert. In der Dressur standen sich nicht immer die gleichen Dias der Wahlvögel gegenüber, d.h. Bild 1 von Vogel A konnte jedes der 10 oder 16 Bilder von Vogel B gegenüberstehen. Die Zuordnung erfolgte nach einer Zufallsreihenfolge. Die Versuche liefen im übrigen genauso ab, wie für die Dressuren auf lebende Vögel beschrieben.

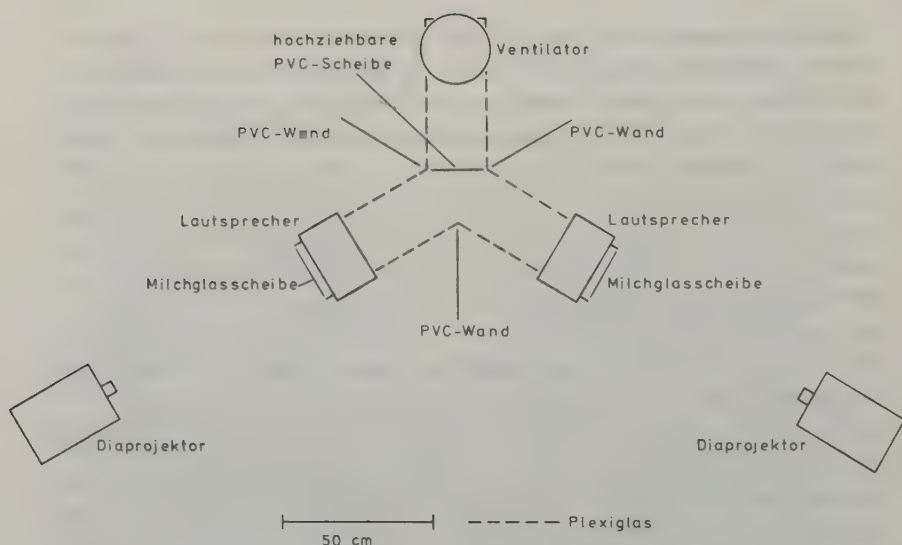
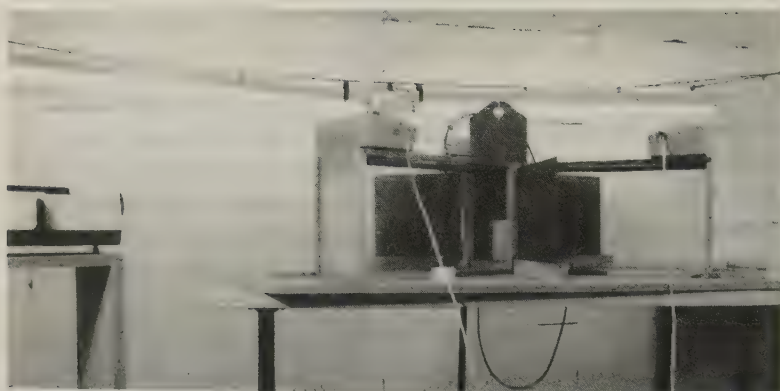


Abb. 14: Versuchsaufbau für die Dressuren auf Dias und Distanzrufe. Mit den beiden Projektoren wurden gleichzeitig Farbdias der Wahlvögel auf beide Milchglasscheiben in natürlicher Größe projiziert. Ober die Lautsprecher konnten auf jeder Seite Distanzrufe je eines Vogels vorgespielt werden. Weitere Erläuterungen im Text.

3. Ergebnisse

Nachdem ♂3 und ♂8 die Unterscheidung lebender Vögel gelernt hatten, wurde getestet, ob sie auf die Dias dieser Vögel in gleicher Weise reagierten. ♂3 bekam je 3 Dias von ♀3 und ♀2, ♂8 je 16 Dias von ♂12 und ♂13 geboten. Beide Vögel wählten zunächst gar nicht, gewöhnten sich aber nach 5-10 Darbietungen an die neuen Bedingungen. Ihre Wahlen gaben keinen Hinweis darauf, daß sie die Vögel auf den Dias in irgendeinen Zusammenhang mit den zuvor erlernten lebenden Vögeln gebracht hätten (Tab. 15, 1.).

Daraufhin wurden sie auf die Unterscheidung von je 10 (♂3) bzw. je 16 (♂8) verschiedenen Dias der Wahlvögel dressiert, auf denen diese an verschiedenen Stellen der Stange und in verschiedenen Haltungen in den Seitenkäfigen sitzend abgebildet waren. Tab. 15,2. zeigt, daß sie diese Unterscheidung nach einiger Zeit sicher beherrschten.

♂3 bekam dann in einem Test Dias geboten, auf denen ♀3 und ♀2, auf deren Dias er zuvor dressiert worden war, am Boden der Seitenkäfige sitzend zu sehen waren (Abb. 16). Auf diesen Dias waren nur noch die Köpfe der beiden ♀♀ zu erkennen, die sich jetzt aber an ganz anderer Stelle auf dem Bild befanden als bei der normalen Dia-Dressur. ♂3 konnte anscheinend zwischen diesen 'Kopfbildern' der beiden ♀♀ nicht entsprechend der vorherigen Dressur unterscheiden (Tab. 15,3.).

In Kontrollversuchen mit neuen Dias derselben Wahlvögel sollte getestet werden, ob die Dressurvögel nur Punktmuster auswendig gelernt hatten, oder ob sie Positiv- bzw. Negativdias zu Kategorien geordnet hatten, die Positiv- und Negativvogel entsprachen. Die Dressurvögel unterschieden zwischen den neuen Dias in gleicher Weise wie zwischen den bekannten (Tab. 15,4.).

In einem weiteren Kontrollversuch wurde ♂3 von vornherein auf die Unterscheidung von je 10 Dias zweier ♀♀ (♀19 und ♀12) dressiert (Tab. 15, 2.). Diese ♀♀ waren dem Dressurvogel zwar bekannt, er war aber noch nie auf sie dressiert worden. ♂3 erlernte die Unterscheidung dieser Dias in 160 Wahlen (97:63; $p < 0,01$). Anschließend wurde er auf die Unterscheidung der lebenden Vögel getestet, die er in der Diadressur erlernt hatte. Wie Tab. 15,5. zeigt, unterschied er die lebenden Vögel signifikant im Sinne der vorherigen Diadressur (Tab. 15,2.) voneinander.

Die Dressurvögel hatten demnach nicht nur eine Vielzahl von Punktmustern erlernt, die sie alle einzeln beantworteten. Vielmehr konnten sie

aus den Dias Merkmale entnehmen, die ihnen erlaubten, noch nicht gesehene Dias der Wahlvögel richtig den Positiv- oder Negativdias zuzuordnen. Die Dias von ♀ 19 und ♀ 12 boten ♂ 3 genug Merkmale, um ihm die Unterscheidung der lebenden Vögel zu ermöglichen.

Tab. 15: DRESSUREN AUF FARBDIAS

	Dressur- tiere	Wahl- tiere	Wahlen	Anzahl Dias	(χ^2 -Test)
1. Test: Übertragung lebende Vögel — Dias	♂ 3 ♂ 8	♀ 3:♀ 2 ♂ 12:♂ 13	35:39 15:13	3:3 16:16	<0,7 <0,8
2. Dia-Dressur: Gesamtergebnis	♂ 3 ♂ 3 ♂ 8	♀ 3:♀ 2 ♀ 19:♀ 12 ♂ 12:♂ 13	108:62 253:165 88:36	10:10 10:10 16:16	<0,001 <0,001 <0,001
3. Test: Dias zeigen nur Kopf der ♀♀	♂ 3	♀ 3:♀ 2	43:55	5:5	<0,3
4. Test: unbekannte Dias	♂ 3 ♂ 8	♀ 19:♀ 12 ♂ 12:♂ 13	54:27 27:7	3:4 6:6	<0,01 <0,001
5. Test:Übertragung Dias — lebende Vögel	♂ 3	♀ 19:♀ 12	64:31	-	<0,001

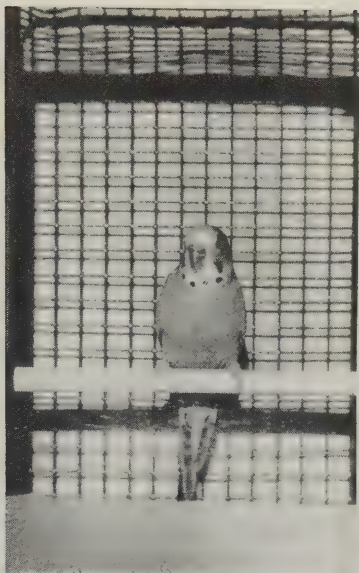


Abb. 15: Abzüge von 2 der verwendeten Dias. Links: ♂ 12; Rechts: ♂ 13.

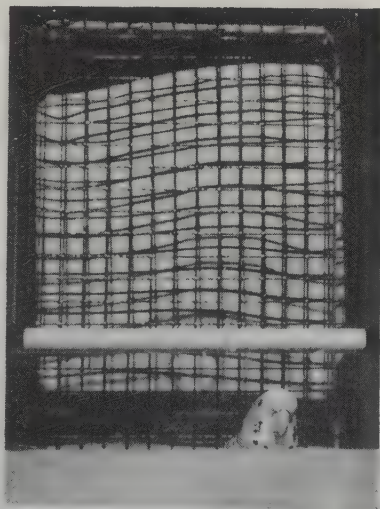
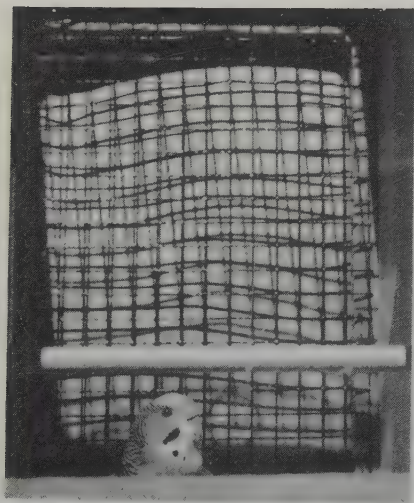


Abb. 16: Dias, auf denen nur die Köpfe der ♀♀ zu sehen waren. Links: ♀ 3;
Rechts: ♀ 2.

D. BESCHREIBUNG DER INDIVIDUALITÄT VON DISTANZRUFEN

Können Wellensittichrufe überhaupt als Individualmerkmale dienen? Ehe die Vögel auf akustische Unterscheidung von Individuen dressiert wurden, mußte zunächst diese Frage beantwortet werden. Dazu wurden die Distanzrufe vieler Individuen (10 ♂♂, 11 ♀♀) auf Tonband aufgenommen und die intra- und interindividuelle Variabilität der Rufe verglichen.

Die Tonbandaufnahmen der Distanzrufe wurden in einem schalltoten und in einem echoarmen Raum gemacht. Die Tonbandaufnahmen wurden am Sonagraph 6061 B der Kay Elemetrics Corp. ausgewertet.

Die Rufe verschiedener Individuen sind im Sonagramm gut unterscheidbar, die Rufe eines Individuums sind untereinander sehr ähnlich (Abb. 17). Die Rufe lassen sich grob in 3 auch vom menschlichen Ohr gut unterscheidbare Kategorien einteilen, denen aber nicht alle Distanzrufe zufriedenstellend zuzuordnen sind.

Es gibt Rufe mit mehrfach ansteigender und wieder abfallender Frequenz. Hierzu gehören die Rufe der ♂♂ und die Rufe von ♀ 9 in Abb. 17. Ein zweiter Ruf fängt bei relativ hoher Frequenz (4,0-4,5 KHz) an und fällt mehr oder minder gleichmäßig auf eine weit niedrigere Frequenz ab, wie z.B. die Rufe von ♀ 11 in Abb. 17. Der dritte Ruftyp hat im Sonagramm einen etwa U-förmigen Frequenzverlauf. Dieser Ruftyp fand sich nur bei ♀♀ (z.B. ♀ 3 in Abb. 17). Zwischen dem zweiten und dem dritten Ruftyp gab es Übergänge (z.B. ♀ 2 in Abb. 18). Einige Vögel rufen regelmäßig mehr als nur einen Ruftyp (Abb. 18). Ruftyp 1 ist erheblich lauter als Ruftyp 2. Ob die verschiedenen Ruftypen verschiedene Funktion haben, ist unbekannt.

Wie der linke Teil von Abb. 19 zeigt, bleiben die Rufe der Wellensittiche über ca. 3 Monate recht konstant. ♀ 5 rief sogar noch nach 14 Monaten einen im Sonagramm völlig gleich aussehenden Ruf (Abb. 19, rechter Teil, 3. Reihe). Die beiden ♂♂ (♂ 5 und ♂ 3) veränderten im Laufe einer so langen Zeit ihren Ruf etwas, ♀ 2 rief fast nur noch den im Sonagramm U-förmig erscheinenden Ruftyp. In der zweiten Aufnahme waren nur wenige Rufe ihres früheren Ruftyps vorhanden, die im Anfangsteil gegenüber dem früheren Ruf stark verändert waren (Abb. 19).

Nach diesen Ergebnissen sind die Distanzrufe der Wellensittiche potentiell gute Individualmerkmale, da hoher interindividueller Variabilität eine große intraindividuelle Konstanz gegenübersteht.

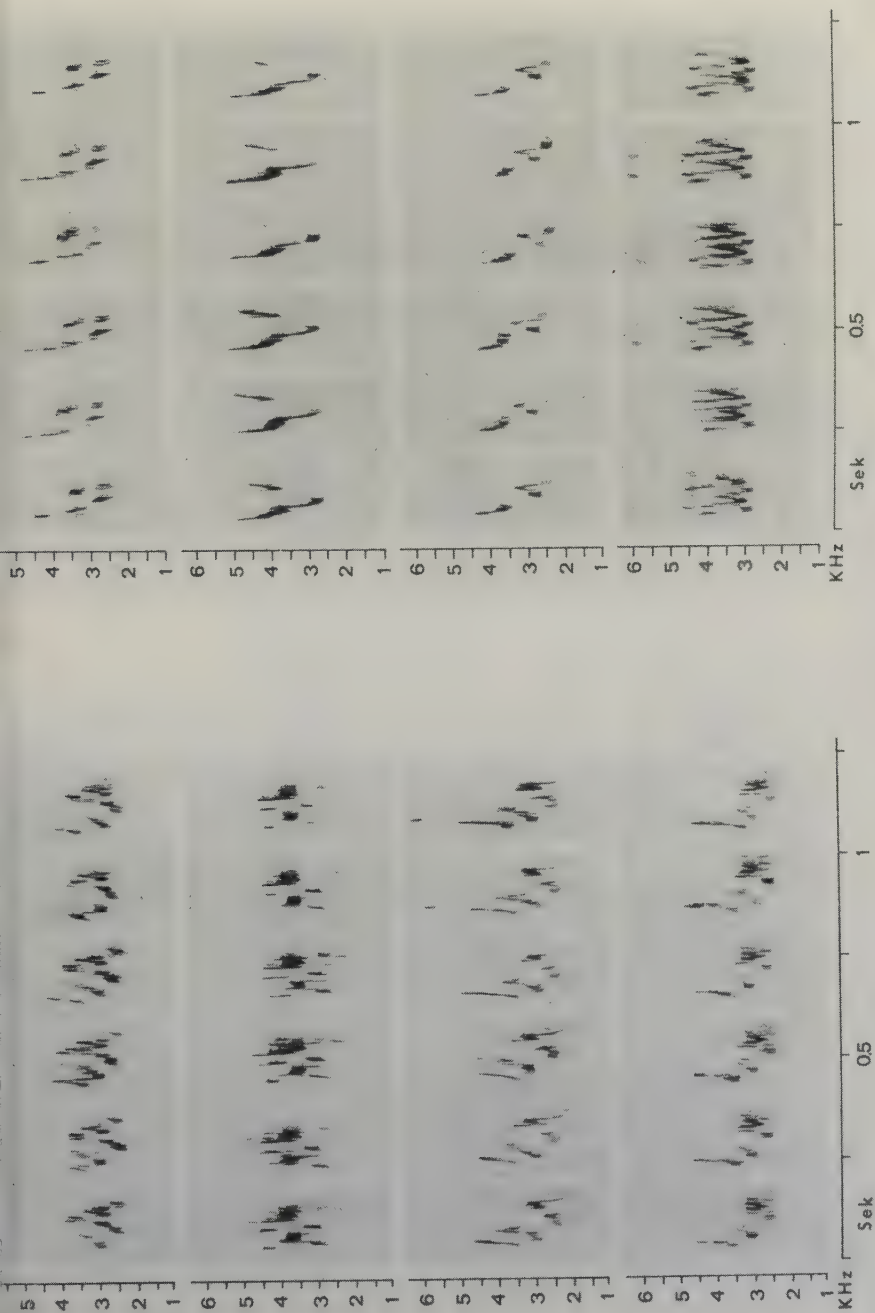


Abb. 17: Links: In jeder Reihe 6 Distanzrufe eines ♂. Von oben nach unten: ♂ 11, ♂ 8, ♂ 6, ♂ 2.
Rechts: In jeder Reihe 6 Distanzrufe eines ♀. Von oben nach unten: ♀ 14, ♀ 3, ♀ 11, ♀ 9.

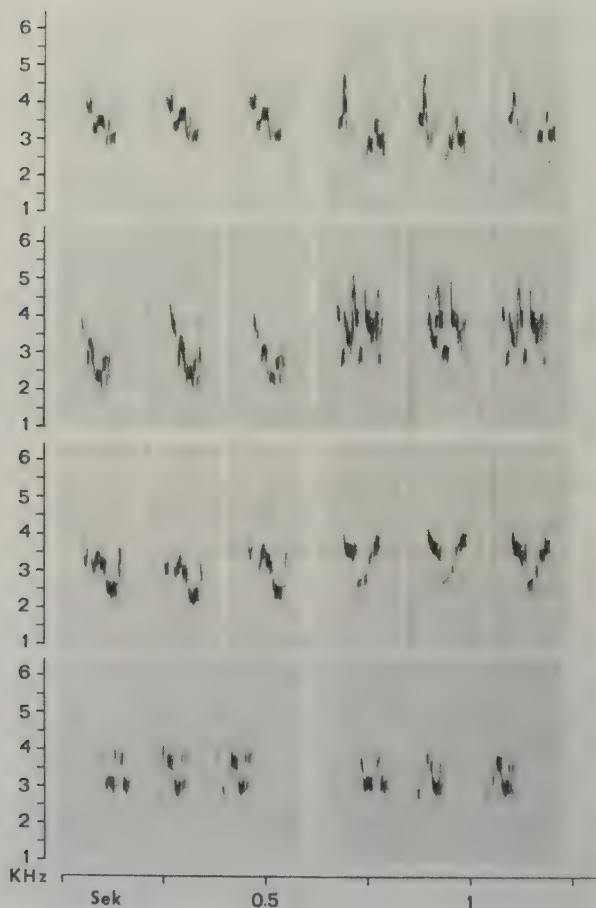


Abb. 18: 1 Individuum kann über verschiedene Typen von Distanzrufen verfügen. Jede Reihe stellt je 3 Rufe zweier Ruftypen eines Individuums vor.
 Von oben nach unten: ♂ 18, ♂ 8, ♀ 2, ♀ 13.
 ♀ 13 rief meistens Dreier-Rufserien. Der erste Ruf jeder Serie unterscheidet sich deutlich von den beiden folgenden.

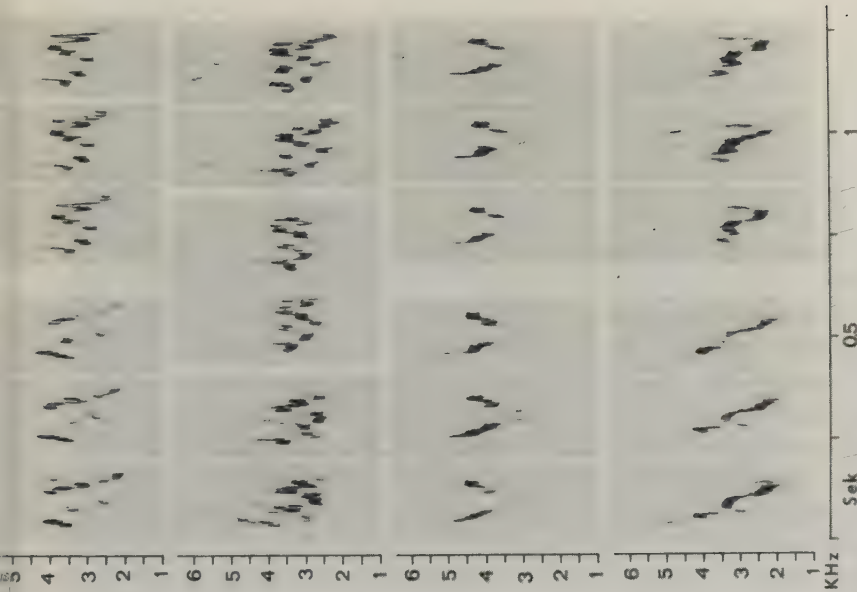
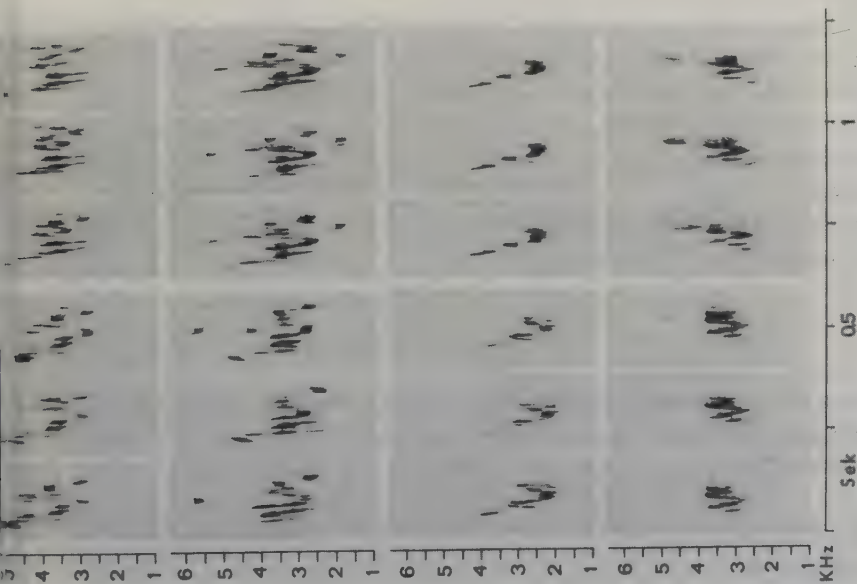


Abb. 19: Individuen rufen über Monate relativ konstant. Linke Seite: Abstand der Aufnahmen der 3 rechten und 3 linken Rufe jeder Reihe ca. 3 Monate. Von oben nach unten: ♂ 13, ♂ 12, ♂ 8, ♀ 12. Rechte Seite: 1. Reihe: ♂ 5, Abstand der Aufnahmen ca. 16 Monate. 2. Reihe: ♂ 3, 1. und 2. Ruf Nov. 73, 3. und 4. Ruf Feb. 75, 5. und 6. Ruf Juli 75. 3. Reihe: ♀ 5, Abstand der Aufnahmen ca. 14 Monate. 4. Reihe: ♀ 2, Abstand der Aufnahmen ca. 15 Monate.

E. DRESSUREN AUF DISTANZRUF

1. Methode

Aus den Originalaufnahmen der Distanzrufe der verschiedenen Vögel wurden ca. 6,5 min lange Tonbänder mit 45 Rufen/min zusammengestellt. Die Rufe folgten einander in ungleichmäßigen Intervallen. Die Rufe der beiden zu unterscheidenden Vögel wurden auf die 2 Spuren eines Stereotonbandes (Uher Report Stereo IC) überspielt und konnten von dort parallel über die 2 Lautsprecher (Isophon, Nennbelastbarkeit 6 W, 150-11000 Hz) auf dem Dach des Wahlkäfigs (Abb. 14) dem Dressurvogel vorgespielt werden. Ein Umschalter ermöglichte, Spur 1 über den rechten und Spur 2 über den linken Lautsprecher vorzuspielen oder umgekehrt. Damit konnten die Distanzrufe entsprechend wie die lebenden Vögel und die Dias in der zuvor beschriebenen Zufallsreihenfolge rechts oder links dargeboten werden.

Das Vorspielen der Distanzrufe begann 3-5 sec vor jedem Wahlversuch und dauerte an, bis der Vogel am Futterschälchen in einem der beiden Gänge angekommen war. Hatte er falsch gewählt, wurde das Tonband abgeschaltet und der Dressurvogel sofort zurückgetrieben. Bei richtiger Wahl wurden die Distanzrufe weiter vorgespielt, bis die 10-15 sec-Freßzeit verstrichen war. Dann wurde das Tonband abgeschaltet und der Vogel in den Schenkel hinter der hochziehbaren Scheibe zurückgetrieben.

Die Wiedergabelautstärke schwankte in der Mitte des Käfigs, wo das Dressurtier seine Wahlentscheidung traf, zwischen 75 und 88 dB. Die meisten Wahlversuche wurden bei Lautstärken zwischen 75 und 80 dB durchgeführt. Saßen lebende Vögel in den Seitenkäfigen, betrug die Lautstärke ihrer Distanzrufe an derselben Stelle 80-87 dB.

2. Ergebnisse

Nachdem die Dressurvögel die Unterscheidung zwischen den lebenden Wahlvögeln gelernt hatten, wurden sie darauf getestet, ob sie auf die Distanzrufe dieser Vögel in gleicher Weise reagierten wie auf die lebenden Vögel.

Die Ergebnisse dieser Tests zeigt Tab. 16. Die Sonagramme der Rufe dieser Wahlvögel sind in Abb. 20 und Abb. 17 (σ^76) zu finden. σ^73 reagierte als einziger von allen 4 getesteten Vögeln auf die Distanzrufe in gleicher Weise wie auf die lebenden Vögel. Die 3 anderen Dressurvögel

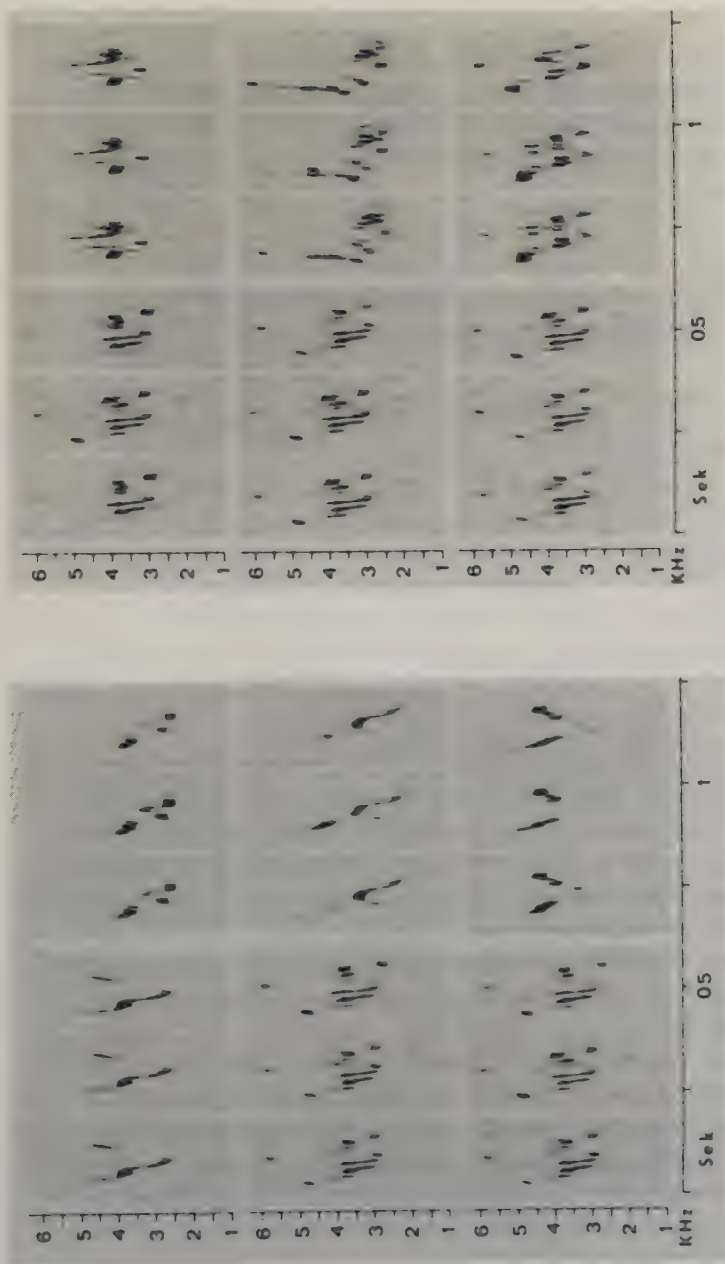


Abb. 20: Dressurrufe: Jede Reihe zeigt links 3 Positivrufe und rechts 3 Negativrufe einer Unterscheidungsdressur.
 Links: 1. Reihe: ♀ 3 gegen ♀ 11. 2. Reihe: ♂ 12 gegen ♀ 2. 3. Reihe: ♂ 12 gegen ♀ 5.
 Rechts: 1. Reihe: ♂ 12 gegen ♂ 8. 2. Reihe: ♂ 12 gegen ♂ 2. 3. Reihe: ♂ 12 gegen ♂ 13.

bevorzugten keinen der beiden jeweiligen Distanzrufe. Diese Tests konnten nicht häufiger durchgeführt werden, da die Dressurvögel dann seitenstetig zu werden begannen. Nach dem Sonagramm (Abb. 19) und dem eigenen Höreindruck zu schließen, bekam ♂ 3 in den Tests die unterschiedlichsten Rufe geboten.

Tab. 16: OBERTRAGUNG DER DRESSUR VON LEBENDEN VÖGELN
AUF DARBIETUNG DER DISTANZRUF E VOM TONBAND

Dressur- tiere	Wahltiere	Wahlen	(χ^2 - ^p Test)
♂ 3	♀ 3:♀ 11	45:24	< 0,02
♂ 8	♂ 12:♂ 13	48:52	n.s. ⁺⁾
♀ 3	♂ 3:♂ 6	16:23	n.s.
♀ 9	♂ 8:♂ 12	21:18	n.s.

⁺⁾ n.s.=nicht signifikant

♂ 3, ♂ 8 und ♀ 9 wurden anschließend auf die Unterscheidung von Distanzrufen dressiert. Nach dem Eindruck des menschlichen Ohres und dem Aussehen im Sonagramm wurden die Unterschiede zwischen den Distanzrufen grob in die 3 Kategorien groß, mittel und klein eingeteilt. Wie Tab. 17 zeigt, lernten die Dressurvögel die Unterscheidung nur bei großen Unterschieden zwischen den Distanzrufen.

Die Dressuren von ♀ 9 sind in 3 Abschnitte eingeteilt worden (Tab. 17). Sie zeigen nämlich, daß die Gesamtwahlergebnisse wahrscheinlich keine zuverlässigen Aussagen über die Unterscheidungsfähigkeit der Dressurvögel erlauben. Zunächst wurde ♀ 9 normal dressiert. Dann lagen 2 Tage lang versehentlich die Lautsprecher vertauscht auf der Apparatur. ♀ 9 wurde also in dieser Zeit jedesmal, wenn sie den bisherigen Positivruf (♂ 8) wählte, sofort weggescheucht und durfte beim bisherigen Negativruf (♂ 12) fressen. Während dieser Zeit bevorzugte sie signifikant den Ruf von ♂ 8. Einmal wählte sie ihn 12 mal hintereinander, was bei zufälliger Wahl nur mit einer Wahrscheinlichkeit von $(1/2)^{12}$ auftritt. In den fast 600 Wahlen der nachfolgenden wieder korrekten Dressur auf den

Tab. 17: DRESSUR AUF UNTERSCHIEDUNG VON DISTANZRUFEN

Dressur- tiere	Wahl- tiere	Wahlen	Ruf- unterschiede	(χ^2 -Test) p
♂ 3	♀ 3:♀ 11	143:107	groß	<0,05
	♂ 12:♀ 2	184:126	groß	<0,001
	♂ 12:♀ 5	74:46	groß	<0,02
	♂ 12:♂ 8	168:163 ⁺)	mittel	n.s. ⁺⁺⁾
	♂ 12:♂ 2	115:94	mittel	n.s.
	♂ 12:♂ 13	147:163	klein	n.s.
♂ 8	♂ 12:♀ 2	219:201	groß	n.s.
	♂ 12:♀ 5	168:123	groß	<0,01
	♂ 12:♂ 8	146:152	mittel	n.s.
	♂ 12:♂ 2	58:52	mittel	n.s.
	♂ 12:♂ 13	63:82	klein	n.s.
♀ 9	♂ 8:♂ 12	28:36	mittel	n.s.
	♂ 8:♂ 12	21:7 ⁺⁺⁺⁾	mittel	<0,01
	♂ 8:♂ 12	293:300	mittel	n.s.

⁺)Erstdressur: 34:16, $p < 0,02$

⁺⁺⁾n.s.=nicht signifikant

⁺⁺⁺⁾Lautsprecher versehentlich vertauscht

Positivruf (σ^8) unterschied sie nicht mehr zwischen den beiden Rufen.

σ^3 lernte in der Dressur auf die Distanzrufe von φ^3 und φ^{11} , die er spontan unterschieden und wie die lebenden $\varphi\varphi$ bewertet hatte, zunächst die Rufe von φ^3 zu wählen. Später wählte er dann die Rufe beider $\varphi\varphi$ gleich häufig und wurde zuletzt seitenstetig. Ähnliche Änderungen der Reaktion im Verlauf der Dressur traten bei σ^8 auf. Er wählte bei der Umstellung von einer Unterscheidungsdressur auf die nächste häufig erst den neuen Distanzruf (σ^{12} blieb bei ihm in allen Distanzrufunterscheidungen Positivvogel), dann wieder den bekannten Positivruf und schließlich beide gleich häufig. In vielen Versuchen, in denen das Gesamtwahlergebnis keine signifikante Bevorzugung ergab, wählten die Dressurvögel ab und zu lange Reihen richtiger (oder seltener falscher) Wahlen, was aber im runs test (SIEGEL 1956) für alle Daten zusammengekommen nicht signifikant war.

Auf Grund dieser Zusatzbeobachtungen ist zu vermuten, daß die Vögel die meisten geprüften Distanzrufe zwar voneinander unterscheiden konnten, die verwendete Dressurmethode bei mittleren und kleinen Rufunterschieden ihre Wahlreaktion aber nicht unter die Kontrolle der akustischen Reize brachte.

F. BESTIMMUNG DER RELATIVEN WICHTIGKEIT OPTISCHER UND AKUSTISCHER MERK- MALE IN DER DRESSURSITUATION

In der Dressursituation war es möglich, optische und akustische Merkmale getrennt zu bieten. Daher lag es nah zu testen, welche Merkmale vom Dressurvogel in der Situation im Wahlkäfig stärker bewertet wurden.

♂ 3 und ♂ 8 waren zunächst auf spontane Übertragung der Dressur auf lebende Vögel auf die Darbietung der Dias bzw. Distanzrufe getestet worden (Tab. 15,1. und Tab. 16). Direkt anschließend an diese Tests - ohne vorhergehende Dressur auf Dias oder Distanzrufe - wurden beide ♂♂ auf die Unterscheidung von Dia plus Distanzruf ihrer jeweiligen beiden Wahlvögel dressiert. Beide Vögel lernten diese Unterscheidung nach einiger Zeit (Tab. 18, 1. und Abb. 21). Sie bekamen dann zwischen den Normaldressuren Tests geboten, in denen Bild und Distanzruf der beiden Wahlvögel über Kreuz zugeordnet waren. In diesen Tests bevorzugten beide ♂♂ signifikant die Dias der Positivvögel vor ihren Rufen (Tab. 18,2.).

♂ 3 wählte das Bild des Negativvogels signifikant häufiger ($p < 0,01$) als in der Normalsituation, wenn er es zusammen mit dem Ruf des Positivvogels geboten bekam. ♂ 8 wählte das Bild des Negativvogels in beiden Situationen relativ gleich häufig. ♂ 3 benutzte demnach Dias und Rufe zur Unterscheidung, bewertete aber die Bilder stärker, während ♂ 8 keinen Einfluß der Distanzrufe auf sein Wahlverhalten erkennen ließ. Dieser Befund stimmt gut mit den Ergebnissen der Dressuren auf Distanzrufe überein. Dort hatte sich ja gezeigt, daß ♂ 3 gut zwischen den Rufen von ♀ 3 und ♀ 11 unterschied, während beide ♂♂ die Rufe von ♂ 12 und ♂ 13 nicht unterschieden.

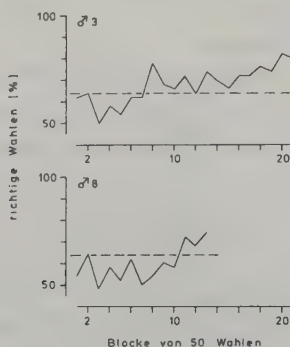


Abb. 21: Lernkurven der Dressur auf Dia plus Distanzruf. ♂ 3 wählte zwischen ♀ 3 und ♀ 11, ♂ 8 zwischen ♂ 12 und ♂ 13. Darstellung wie in Abb. 11.

Tab. 18: RELATIVE WICHTIGKEIT VON DIA UND DISTANZRUF

	Dressur- tiere	Wahltiere + : -	Wahlen zwischen + : -	Anzahl Dias	χ^2	p
1. Dressur: Dia plus Ruf zwischen den Tests von 2.	♂ 3	♀ 3:♀ 11	185:55	10:10	70,4	<0,001
	♂ 8	♂ 12:♂ 13	216:128	16:16	22,5	<0,001
2. Test: Bild gegen Ruf vertauscht	♂ 3	♀ 3:♀ 11	Dia(+):Ruf(+) 70:40	10:10	8,2	<0,01
	♂ 8	♂ 12:♂ 13	64:36	16:16	7,8	<0,01

G. DISKUSSION

Nachweis des individuellen Erkennens

Die Ergebnisse von Teil I der vorliegenden Arbeit hatten sehr wahrscheinlich gemacht, daß beide Partner eines Wellensittichpaares einander individuell kennen. Demnach mußten die Vögel in den Dressurversuchen vermutlich die Wahlsituation erlernen und nicht die Unterscheidung der Individuen, vor allem wenn einer der beiden Wahlvögel ihr Partner war.

Wellensittiche beider Geschlechter konnten in den Dressurversuchen verschiedene ♂♂ und verschiedene ♀♀ sicher voneinander unterscheiden. In den Tests mit neuen Vögeln erwies sich die erlernte Unterscheidung als Individuenerkennen, denn alle Dressurvögel waren fähig, den Positivvogel von einigen anderen Wellensittichen und den Negativvogel von mindestens einem anderen zu unterscheiden. Also können - was in Teil I noch nicht sicher beantwortet werden konnte - beide Partner eines Paares einander individuell erkennen.

Nach diesen Ergebnissen überraschte es zu finden, daß ♀ 12 in der Dressur nicht zwischen ♀ 13 und ♀ 14 unterscheiden konnte. Andere Vögel in einer Voliere konnten, ihrem Verhalten nach zu urteilen, zwischen diesen beiden ♀♀ unterscheiden. Ihnen standen aber natürlich mehr Verhaltensmerkmale zur Unterscheidung zwischen den beiden zur Verfügung als ♀ 12, die zwischen den beiden stumm dasitzenden ♀♀ wählen mußte. ♀ 12 war außerdem bei der ersten Unterscheidungsdressur einige Male in Panik geraten. Schon eine geringe Fluchttenenz kann aber die Unterscheidungsleistung in der Dressur stark herabsetzen (BERNSTEIN 1957, SUTHERLAND 1961). Das Versagen von ♀ 12 ist also vermutlich ein Artefakt der Dressursituation. Da sie später ♀ 13 und ♀ 15 voneinander unterscheiden konnte, muß man trotzdem annehmen, daß ♀ 13 und ♀ 14 auch für Wellensittiche besonders ähnlich aussahen. Dieser Fall zeigt aber, daß man auch die Leistungen der anderen Dressurvögel eher als Minimalleistungen bewerten sollte.

Optisches Erkennen

Aus den Dressurversuchen mit lebenden Wahlvögeln konnte man bereits schließen, daß die Dressurvögel auf Grund optischer Merkmale zwischen den Wahlvögeln unterschieden, denn diese riefen in den meisten Versuchen nicht. (Olfaktorisches Erkennen ist gerade bei Papageien außerordentlich

unwahrscheinlich, denn ihr Riechhirn ist eines der kleinsten bei Vögeln (WENZEL 1973)).

Mögliche optische Individualmerkmale:

Wellensittichen waren in diesen Versuchen Merkmale der Kopfgregion für das individuelle Erkennen am wichtigsten. Für den menschlichen Beobachter auffällige Merkmale wie Farbringe, verknickte Schwanzfedern usw. benutzten die Dressurvögel nicht zur Unterscheidung von Individuen. Diese Ergebnisse entsprechen den Beobachtungen und experimentellen Befunden anderer Autoren an anderen Vogelarten (GUHL und ORTMAN 1953, LORENZ 1935, HEINROTH in LORENZ 1935, NICE 1943, NOBLE 1936, NOBLE, WURM und SCHMIDT 1938).

Welche Merkmale des Kopfes dienen aber dem individuellen Erkennen? Eine Beteiligung der Kehlflecken am individuellen Erkennen ließ sich weder in dem Versuch mit ♀ 12 noch im Trennungsexperiment mit 6 Wellensittichpaaren nachweisen. CINAT-THOMSON (1926) schloß aus ihren Versuchen zur Partnerwahl, daß ♂♂ um so attraktiver sind, je größer ihre Kehlflecken sind. Sie meinte aber selber, daß das 'Temperament' der ♂♂ genauso wichtig sein könnte wie die Größe der Kehlflecken. Eigene Vorversuche zur Bedeutung der Kehlfleckengröße für die Partnerwahl bestärkten die Bedenken gegen die Annahme einer Partnerwahl vorwiegend auf Grund der Kehlfleckengröße. Die Bedeutung der auffälligen Kehlfleckung der Wellensittiche bleibt also weiterhin unklar.

Die Merkmale, die ♀ 12 die Unterscheidung von ♀ 13 und ♀ 14 ermöglichen, sind beide eher Kategoriemerkmale als Individualmerkmale. Durch die blaue Wachshautfarbe wurde ♀ 14 in ein ♂ 'verwandelt', durch die Stirnbemalung in einen Jungvogel in der Mauser ins Alterskleid. Es gibt allerdings auch adulte Wellensittiche mit kleinem gelben Stirnfleck. Die Versuche geben also höchstens einen Hinweis, daß Merkmale der Stirnzeichnung für das individuelle Erkennen wichtig sein könnten.

Bei einigen Vogelarten sind Kopfmaße variabler als die Maße anderer Körperbereiche (DAVIS 1951, MILLER 1941, PITELKA 1951, SCHERNER 1974). MARLER (1961) wies auf diese Tatsache hin und meinte: '... some of the variability may be a positiv adaptation to aid individual recognition'. Nach diesem Vorschlag könnten Kopfproportionen für das individuelle Erkennen wichtig sein. Diese Hypothese ist außerordentlich attraktiv, weil derartige Merkmale auch bei völlig einfarbigen Vogelarten zur Unterscheidung von Individuen dienen könnten. Außerdem wären solche Merkmale weit weniger Veränderungen infolge der Mauser unterworfen als Gefiedermerkmale.

Erkennen von Dias:

Durch die Dressur der Vögel auf Dias wurden alle akustischen und olfaktorischen Merkmale der Individuen ausgeschaltet und die optischen (allerdings nur 2-dimensional) ganz allein für sich getestet. In diesen Versuchen standen je 10 bzw. 16 verschiedene Dias der Wahlvögel einander in immer wieder anderen Kombinationen gegenüber. Die beiden ♂♂ lernten diese Dias nicht als lauter Positiv- und Negativ-Punktmuster, sondern ordneten sie 2 Kategorien zu, die den abgebildeten Individuen entsprachen. Nur so kann man erklären, daß sie von zuvor noch nie gesehenen Bildern der beiden Wahlvögel die ihres jeweiligen Positivvogels wählten. Die Merkmale, die ♂ 3 zur Bildung dieser Kategorien aus den Bildern erlernt hatte, ermöglichten ihm sogar, die lebenden Vögel zu identifizieren.

Die Bildung sehr komplexer Kategorien haben auch HERRNSTEIN und LOVE-LAND (1964), SIEGEL und HONIG (1970) und MALOTT und SIDALL (1972) bei Tauben nachweisen können. Ihre Tauben lernten, Bilder mit Menschen von solchen ohne Menschen zu unterscheiden, sie bildeten ein 'people concept'. Die Autoren testeten nicht, ob ihre Tauben dieses 'concept' auch auf lebende Menschen übertragen konnten. HUMPHREY (1974) konnte zeigen, daß Rhesusaffen nicht nur Artgenossen auf Bildern voneinander unterscheiden, sondern nach längerer Erfahrung mit Bildern auch Individuen anderer Tierarten auf Bildern unterschieden.

Die Wellensittiche generalisierten nur vom Dia auf lebende Vögel, nicht von lebenden Vögeln auf Dias. Möglicherweise kann man diesen Unterschied damit erklären, daß die ♂♂ bei den Tests auf Übertragung der Dressur vom lebenden Vogel auf Dias einer neuen, fremdartigen Beleuchtung ausgesetzt waren. Das könnte in ihnen Flucht Tendenzen aktiviert und damit ihre Unterscheidungsleistung vermindert haben. Beide ♂♂ wählten in den ersten Diadarbietungen überhaupt nicht, was für das Auftreten einer Flucht tendenz spricht. Bei der Übertragung der Dressur von Dias auf lebende Vögel fand sich ♂ 3 dagegen in einer vertrauten Situation. Eine zweite, die erste nicht ausschließende Erklärung liegt darin, daß die Übertragung von der vollständigen Situation (3-dimensionaler, bewegter Vogel) auf die unvollständige (2-dimensionales, unbewegtes Bild) schwerer sein dürfte als umgekehrt.

Diese Ergebnisse lassen darauf schließen, daß das individuelle Erkennen beim Wellensittich allein optisch möglich ist.

Akustisches Erkennen

Die Wellensittiche konnten nur stark unterschiedliche Distanzrufe unterscheiden. Die Leistungen, die die Vögel in der Dressur zeigten, würden einem Wellensittich im Trupp kein individuelles Erkennen anderer am Ruf ermöglichen. Negative Ergebnisse sind jedoch nie sehr zuverlässig. Gegen die Endgültigkeit dieser negativen Ergebnisse sprechen die oben angeführten Beobachtungen bei der Dressur auf Distanzrufe.

Mehrere, einander nicht ausschließende Erklärungen sind denkbar, warum die Wellensittiche die wenig verschiedenen Distanzrufe nicht zu unterscheiden lernten:

1. Wellensittiche können tatsächlich wenig verschiedene Distanzrufe nicht unterscheiden.
2. Der Dressurkäfig mit seinen Plastikwänden war für akustische Versuche wenig geeignet. Möglicherweise erschwerten Reflexe von den Wänden die Unterscheidung ähnlicher Rufe.
3. Die Lautsprecher lagen auf dem Dach des Dressurkäfigs. Lebende Vögel und Dias waren dagegen am Ende des Ganges direkt hinter der Futter- schale zu sehen. Die Beziehung zwischen Reiz (Schallquelle bzw. Dia oder lebender Vogel) und Belohnung (Futter) war in den Distanzruf-Versuchen also anders als z.B. in der Diadressur. Reiz und Belohnung werden um so wahrscheinlicher miteinander verknüpft, je enger sie räumlich und zeitlich beieinander liegen (Zusammenfassende Diskussion in COWEY 1968). Die Lage der Lautsprecher könnte die Beziehung zwischen Reiz und Belohnung ungünstiger gestaltet haben als sie z.B. in den Diadressuren war. Nach dieser Interpretation hätten die Tiere wegen dieser ungünstigen Beziehung nur stark unterschiedliche Distanzrufe unterscheiden gelernt.
4. COWEY (1968) referierte die Schwierigkeiten von Dressuren auf Unterscheidung zweier parallel gebotener akustischer Reize. Selbst Affen lernen eine solche Unterscheidung in einer Belohnungsdressur nur sehr schwer, unter Anwendung von Strafreizen aber weit schneller. Nach COWEY (l.c.) könnte ein Teil der Schwierigkeit einer solchen Unterscheidung darin liegen, daß tagaktive Tiere nach optischen Anhaltspunkten suchen und dabei irrelevante Merkmale der Dressuranordnung erlernen. Eine solche Deutung könnte durchaus auch auf die Wellensittich-Dressuren zutreffen.

Interaktion von optischen und akustischen Reizen

Beide ♂ richteten sich in den Dressurversuchen stärker nach optischen als nach akustischen Reizen. Das lag nicht allein daran, daß die Darbietung der Distanzrufe unnatürlich gewirkt hätte, denn ♂ 3 übertrug die Wahlreaktion von lebenden Vögeln auf ihre vom Tonband gebotenen Distanzrufe. Wenn ihm Bild und Ruf gemeinsam geboten wurden, ließ sich noch nach ca. 1000 Wahlen ein signifikanter Einfluß der Distanzrufe auf sein Wahlverhalten nachweisen. In 250 anschließenden Wahlen zwischen den Distanzrufen ohne optische Reize begann er nach einiger Zeit, beide Rufe gleich häufig zu wählen, und wurde schließlich seitenstetig. Der Wellensittich hörte also nach einiger Zeit auf, seine Wahl nach den allein gebotenen akustischen Reizen zu richten. Diese hatten aber nach 1000 Wahlen bei gleichzeitiger Anwesenheit optischer Reize ihren Einfluß auf die Wahlreaktion noch nicht verloren. Der optische Reiz trägt also dazu bei, daß die Reaktion auf den akustischen nicht abnimmt.

Der Rückgang der Reaktion auf die akustischen Reize mag zumindest zum Teil auf Habituation beruhen, denn die Vögel antworteten nur während der ersten 5-10 Wahlen mit Distanzrufen auf die Rufe vom Tonband. Ähnliche Habituation an akustische Attrappen kennt man aus dem Freiland von anderen Vogelarten (SCHUBERT 1971, HELB 1973). Es ist aber schwer einzusehen, warum in der Dressur die Vögel an die Distanzrufe habituierten sollten, da die Wahl des Positivrufes dauernd belohnt wurde.

Möglicherweise erhalten akustische Reize ihre volle Bedeutung für den Wellensittich erst im Zusammenhang mit optischen. Aus der Prägungsliteratur ist bekannt, daß man die Jungen freibrütender Entenarten nicht auf akustische Reize ohne gleichzeitige Darbietung visueller Reize prägen kann (KLOPFER 1959, KLOPFER und GOTTLIEB 1962, FISCHER 1966, COWAN 1974, EISERER und HOFFMAN 1974, Zusammenfassung in HESS 1972). Bekommen Entenküken akustische Reize in Zusammenhang mit einer prägenden optischen Attrappe geboten (meist über einen Lautsprecher in der Attrappe), lernen sie sie von anderen akustischen Reizen zu unterscheiden. Bei der Prägung erhöht der akustische Reiz die Attraktivität des Prägungsobjektes, das seinerseits den Jungvogel dazu stimuliert, den akustischen Reiz genau kennenzulernen.

Eine solche Interaktion zwischen optischen und akustischen Reizen könnte auch beim Wellensittich stattfinden.

TEIL III: TRENNUNGSEXPERIMENTE

A. EINLEITUNG

Um eine dauerhafte Bindung bilden zu können, müssen Tiere nicht nur 2 oder mehr Individuen unterscheiden können, sondern sie müssen sich darüber hinaus über Zeiten der Trennung hinweg an die Merkmale eines bestimmten Individuums erinnern. Zum Wiedererkennen müssen sie prüfen, ob die wahrgenommenen Merkmale mit ihrer Erinnerung übereinstimmen. Nur so ist die in Teil I beschriebene Leistung der Partnerbeschränkung bestimmter Verhaltensweisen zu erbringen.

LINSENMAIR (1972) konnte an Wüstenasseln zeigen, daß Eltern ihre Jungen regelmäßig noch nach etwa 4 Wochen Trennung wiedererkennen. Anemonenfische erkennen den Paarpartner noch nach bis zu 30-tägiger Trennung wieder (FRICKE 1974). Zwergwelse (BARDACH und TODD 1970) erinnern sich noch nach einigen Wochen an den Ausgang von Rangstreitigkeiten mit einem bestimmten Individuum.

Für Vögel sind beachtliche Gedächtnisleistungen nachgewiesen: Weißkehlammern erkennen einander noch nach 17 Tagen (WESSEL und LEIGH 1941), Nachtreier nach 20 Tagen (NOBLE, WURM und SCHMIDT 1938), Californische Wachteln nach 3 Wochen (STETTNER, MISSAKIAN und LOREN 1966), Hühner nach 30 Tagen (ENGELMANN 1951), Gimpel nach 6 Monaten (NICOLAI 1956), Lachtauben nach bis zu 7 Monaten (MORRIS und ERICKSON 1971) und Seevögel (z.B. Adéliepinguin, PENNEY 1968; Dreizehenmöwe, COULSON 1966) nach einem Jahr. Seevögeln hilft vermutlich die Nistplatztreue, den vorjährigen Paarpartner wieder zu finden.

Bei Säugetieren wurden Trennungsversuche überwiegend zur Analyse der Mutter-Kind Bindung durchgeführt (HERRSCHER, MOORE und RICHMOND 1958, KAUFMAN und ROSENBLUM 1967, SPENCER-BOOTH und HINDE 1971, Zusammenfassung in SPENCER-BOOTH 1970). Diese Trennungen dauerten bis zu 4 Wochen und erreichten in keinem Fall die Grenze der Erinnerungsfähigkeit der getesteten Arten.

beim Wellensittich
Die Paarbindung soll nach CINAT-THOMSON (1926) durch die Abwesenheit eines Partners innerhalb von 4 bis 5 Tagen aufgelöst werden können. Sie hatte Wellensittichpaare anscheinend immer wenige Tage nach der Verpaarung wieder getrennt. Paare, die einige Monate verpaart waren, können nach BROCKWAY (1964b) für Wochen getrennt werden, ohne daß die Bindung zwischen den Paarpartnern zerstört wird.

In den hier zu besprechenden Versuchen wurde etwas eingehender geprüft, für wie lange und unter welchen Bedingungen bei Wellensittichen die Bindung

(und demnach die Erinnerung) an den Paarpartner bestehen bleibt. Wellensittichpaare eignen sich für diese Versuche besonders gut, weil sie ihre individuellen Beziehungen durch partnerbeschränktes Verhalten klar anzeigen.

Die Versuche sollten Antworten auf die folgenden zwei Fragen liefern:

- 1) Nach wie langer Trennungszeit läßt sich bei Wellensittichen noch eine Bindung an den Paarpartner nachweisen? (Experiment 1 und 2)
- 2) Wird die Bindung an einen früheren Partner durch Zusammensein mit anderen gegengeschlechtlichen Wellensittichen schneller aufgelöst als durch Zusammensein mit gleichgeschlechtlichen? (Experiment 3 und 4)

B. METHODE

1. Kriterien des Wiedererkennens

Nach einer Trennung wurde gemessen, ob die Tiere die partnerbeschränkten Verhaltensweisen - Kraulen, Schnabelberühren und Füttern (s. Teil I, S. 18) - wieder auf ihren früheren Partner richteten. Solches Verhalten kann nur dann gegenüber dem früheren Partner wieder auftreten, wenn die alte Bindung entweder noch vorhanden ist, auf Grund des Wiedererkennens schnell wiederhergestellt wird, oder aber eine zufällige Neuverpaarung mit dem alten Partner stattgefunden hat. Man kann dann errechnen, wie wahrscheinlich es ist, daß sich alte Bindungen zufällig wiedergebildet haben und daraus schließen, ob sich die Vögel wiedererkannt haben.

Erkennt ein ♂ seine Partnerin nach der Trennung nicht mehr, versucht aber eine neue Bindung mit irgendeinem ♀ aufzubauen, dann ist die Wahrscheinlichkeit, daß er dazu unter N ♀ zufällig die frühere Partnerin auswählt, $1/N$. Nimmt man an, daß das erste verpaarte ♀ für weitere paarungswillige ♂ nicht mehr zugänglich ist, wäre für das zweite ♂, das sich unter N ♀ eine Partnerin sucht, die Wahrscheinlichkeit, zufällig seine frühere Partnerin wiederzufinden, $1/(N-1)$ usw.

Verpaaren sich also in einer Gruppe von 6 Paaren nach dem Ende der Trennung 4 Vögel wieder mit dem früheren Partner, dann ist nach dieser Berechnung die Wahrscheinlichkeit für das zufällige Auftreten eines solchen

Ereignisses
$$p = \frac{1 \cdot 1 \cdot 1 \cdot 1}{6 \cdot 5 \cdot 4 \cdot 3} = 0,0028.$$

Diese Schätzung der Wahrscheinlichkeit des zufällig richtigen Zusammentreffens nach der Trennung liegt aus mehreren Gründen eher zu hoch als zu niedrig:

1. Die Wahrscheinlichkeit einer zufällig richtigen Verpaarung nach der Trennung läge sehr viel niedriger, wenn man annähme, daß beide Partner eines Paares einander wiedererkennen und bestrebt sein müßten, die alte Bindung wiederherzustellen. Wählen beide unabhängig voneinander wäre die Wahrscheinlichkeit für das zufällige Wiedertreffen des ersten

Paares $1/N^2$.

2. Die oben angeführte Berechnung ging davon aus, daß die ♂♂, die sich zuerst verpaaren, sich mit ihren früheren Partnern verpaaren. Tun sie das nicht, dann kann sich der frühere Partner dieses ♀ nicht mehr mit ihr verpaaren. Die Wahrscheinlichkeit einer Verpaarung mit dem früheren Partner ist für diesen Vogel Null.
3. Nimmt man an, daß verpaarte ♀♀ für noch nicht verpaarte ♂♂ zugänglich sind, dann ist die Wahrscheinlichkeit, den richtigen Partner auszuwählen, für alle ♂♂ $1/N$.

2. Beobachtungsmethode

Alle Tiere in einer Voliere wurden gleichzeitig beobachtet und Kraulen, Schnabelberühren und Füttern sofort protokolliert. Lagen von einigen Paaren bereits sehr viele Beobachtungen vor, konzentrierte sich die weitere Beobachtung auf seltener interagierende Tiere. Die angegebenen Häufigkeiten der partnerbeschränkten Verhaltensweisen geben daher nicht die Absolutzahl der Interaktionen während einer Beobachtungszeit wieder, sondern vorwiegend die Verteilung der Interaktionen auf die Individuen. Da die protokollierten Verhaltensweisen bei Altvögeln ausschließlich (Kraulen) oder ganz überwiegend (Schnabelberühren und Füttern) auf den Partner gerichtet werden, gibt diese Häufigkeitsverteilung ein eindeutiges Bild der Verpaarungen im Wellensittichtrupp.

In einem Test der Methode bestimmte ein Beobachter, der nicht wußte, welche Wellensittiche miteinander verpaart waren, innerhalb einer Std. alle Paare in einer Voliere.

3. Darstellungsmethode

Paarpartner wurden im ersten Versuch, an dem sie teilnahmen, mit der gleichen Nummer bezeichnet. Diese Nummern sind nicht identisch mit den in Teil I und II der Arbeit verwendeten Nummern. Die Vögel behielten ihre Nummern in den folgenden Versuchen, auch wenn sie sich umpaarten. Daher haben Paarpartner nicht immer die gleiche Nummer. ♂♂ und ♀♀ sind in den Abb. so angeordnet, daß partnerbeschränktes Verhalten zwischen Vögeln, die vor der Trennung verpaart waren, in der Diagonale der Matrices zu finden ist.

In den Abb. sind immer Gesamthäufigkeiten der beobachteten Verhaltensweisen eingetragen, also die Summe aller Verhaltensweisen, die in 1, 2, 4 oder 7 Std. Beobachtungszeit vorkamen. Die Beobachtungszeiten sind jeweils in den Abbildungslegenden angegeben.

Nach einer Trennung zeigten Wellensittiche in den ersten Std. nach dem Zusammenkommen viel häufiger partnerbeschränktes Verhalten als später. Daher wurden meist die Beobachtungen in der 1. Std. nach dem Zusammensetzen getrennt von den weiteren Beobachtungen im Laufe der nächsten Tage dargestellt. Auf diese Weise wird partnerbeschränktes Verhalten, das bei der ersten Begegnung von ♂♂ und ♀♀ unmittelbar nach der Trennung auftrat, besonders hervorgehoben. Unmittelbar nach dem Zusammensetzen haben die Vögel kaum eine Gelegenheit gehabt, Beziehungen zu einem neuen Partner aufzubauen. Daher sollten sie zu dieser Zeit die Bindung an den früheren Partner besonders deutlich zeigen, wenn sie nicht durch die Trennung zerstört worden ist.

C. ERGEBNISSE

1. Wie lange erinnern sich Wellensittiche aneinander?

Experiment 1: 20-tägige Trennung

Der Versuch wurde mit 8 Paaren durchgeführt. Alter und Vorgeschichte der Vögel sind in Tab. 19 zusammengestellt.

Tab. 19: ALTER UND VORGESCHICHTE DER VÖGEL VON EXPERIMENT 1

Paar	Alter (Monate)		Anzahl Verpaarungen ⁺)		Dauer der Verpaarung ⁺⁺) (Monate)
	♂	♀	♂	♀	
1,1	18	18	1	1	15
2,2	18	18	1	2	10
3,3	18	18	1	1	15
4,4	18	18	1	1	15
5,5	18	16	2	1	10
6,6	18	18	1	1	12
7,7	18	18	3	2	1,3
8,8	5	7	1	1	4

⁺) einschließlich der jetzigen. ⁺⁺) jetzige Verpaarung.

Vor der Trennung waren alle Tiere gut verpaart (nach dem partnerbeschränkten Verhalten zu urteilen). Während der 20-tägigen Trennung lebten alle ♂♂

♀ ♂	1	2	3	4	5	6	7	8
1	2 K 3 24 S 28 F 3							
2		3 K 3 9 S 18 F 8						
3			3 K 2 12 S 14 F 2	1 Kop				
4				K 2 4 S 19 F 14				
5		K 1 S 13 F			K 1 S F			
6						K 1 10 S 29 F 1		
7							K 11 16 S 14 F	
8								13 K 4 23 S 13 F

Abb. 22: Partnerbeschränktes Verhalten nach 20-tägiger Trennung.

1. Beobachtungs-Std. (jeweils links der Buchstaben), 3 weitere Beobachtungs-Std. (jeweils rechts der Buchstaben). Das stark umrandete Feld bezeichnet ein Paar, das 10 Monate vor Versuchsbeginn zerbrochen war. Interaktionen zwischen vor der Trennung verpaarten Vögel liegen auf der Diagonalen. In der 1. Reihe bzw. 1. Spalte sind die Kennnummern der ♀♀ bzw. der ♂♂ angegeben. K=Kraulen, S=Schnabelberühren, F=Füttern, Kop.=Kopulation.

gemeinsam in einer Voliere. Alle ♀♀ wurden in eine andere Voliere gesetzt, in der weder sie noch die ♂♂ vorher jemals gewesen waren. Während der Trennungszeit bildeten sich keine homosexuellen Paare. Am Ende der Trennungszeit wurden die ♂♂ alle gleichzeitig morgens zu den ♀♀ in deren Voliere gelassen. Abb. 22 zeigt die Ergebnisse der Beobachtungen während der ersten Std. nach dem Zusammensetzen der ♂♂ mit den ♀♀ (jeweils linke Spalte) und die Summe der partnerbeschränkten Verhaltensweisen in 3 weiteren Beobachtungs-Std. am Abend des 1. und der 2. folgenden Tage (jeweils rechte Spalte). Die Vögel der Paare 1-3 und 6-8 zeigten schon in der ersten Std. nach dem Zusammensetzen wieder viele partnerbeschränkte Verhaltensweisen miteinander. Auch Paar 7 bildete sich sofort wieder, obwohl die Vögel zuvor nur 40 Tage lang verpaart gewesen waren. Paar 4 verpaarte sich im Lauf der Beobachtungszeit ebenfalls wieder.

♂ 5 zeigte in der 1. 1/4 Std. nach dem Zusammensetzen eine Schnabelberührung mit dem ♀ 5, mit dem er vor der Trennung verpaart war. Danach flog er ständig ♀ 2 nach, mit der er 10 Monate zuvor 6 Monate lang verpaart gewesen war. ♀ 5 flog während des Beobachtungszeitraumes ständig ♂ 5 nach, was darauf schließen läßt, daß sie noch eine spezielle Beziehung zu ihm besaß.

♀ 8 unterschied sich durch ihre Gefiederzeichnung von den anderen ♀♀ im Versuch, die alle Farbe und Zeichnung der Wildform hatten. Daher wurde Paar 8 vorsichtshalber nicht in die Berechnung der Wahrscheinlichkeit des zufälligen Zusammentreffens der Paarpartner mit einbezogen. Von den übrigen 14 Vögeln fanden 12 ihre früheren Partner wieder. Die Wahrscheinlichkeit dafür, daß das zufällig geschah, ist $p = 0,0002$. Man muß also schließen, daß die Paarpartner einander nach 20-tägiger Trennung noch individuell wiedererkannten und dadurch wieder zueinander fanden. Das auf S.41 geschilderte Trennungsexperiment hatte zu derselben Schlußfolgerung geführt.

Die ♂♂ könnten allerdings auch nach der Güte der ♀♀ gewählt haben. Diese alternative Erklärungsmöglichkeit des Ergebnisses von Experiment 1 wurde im nächsten Experiment mit untersucht.

Experiment 2: 70-tägige Trennung

Dieses Experiment testete zusätzlich zu den Gedächtnisleistungen der Wellensittiche, ob die ♂♂ die ♀♀ nach allgemeinen Gütemerkmalen statt nach Individualmerkmalen aussuchen. Diese Vorstellung erscheint beim Wellensittich von vornherein sehr unwahrscheinlich, kann aber durch eine

Versuchsanordnung geprüft werden, bei der die ♂♂ einzeln - ohne Störung durch andere ♂♂ - unter den ♀♀ auswählen können. Bei einer Wahl nach einem für alle ♂♂ einheitlichen Gütekriterium sollten dann alle ♂♂ dasselbe ♀ wählen.

An diesem Versuch nahmen 7 Paare teil, von denen die Paare 10 und 11 zwangsverpaart waren. ♂ 12 und ♀ 3 waren Sohn und Mutter. Weitere Angaben macht Tab. 20.

Tab. 20: ALTER UND VORGESCHICHTE DER VÖGEL VON EXPERIMENT 2

Paar	Alter (Monate)		Anzahl Verpaarungen		Dauer der Verpaarung (Monate)
	♂	♀	♂	♀	
1,1	32	32	1	1	27
5,7	32	32	3	3	11
8,12	20	32	3	3	1
9,9	32	32	3	4	2
10,10	19	19	2	1	4
11,11	19	19	2	3	1
12, 3	19	32	1	2	5

Die 7 Paare lebten vor der Trennung einen Monat lang gemeinsam in einer Voliere. Alle Vögel zeigten partnerbeschränktes Verhalten nur mit ihren Partnern. Während der Trennungszeit kamen die ♀♀ in eine Voliere, in der die Vögel vorher noch nie gewesen waren, die ♂♂ blieben in ihrer Voliere.

Am 70. Tag wurden die ♂♂ nacheinander in der Reihenfolge 1, 12, 5, 8, 9, 11 und 10 einzeln zu den ♀♀ in die Voliere gesetzt und für 10-60 min beobachtet (Abb. 23). Auf diese Weise konnte jedes ♂ ohne Störungen durch andere ♂♂ unter den 7 ♀♀ wählen. Nach der Beobachtungsperiode wurde es wieder aus der Voliere der ♀♀ herausgefangen und das nächste ♂ getestet.

4 der 7 getesteten ♂♂ zeigten partnerbeschränktes Verhalten ausschließlich mit ihren früheren Partnerinnen (♂♂ 1, 9, 11 und 12; vgl. Abb. 23). Die 3 ♂♂, die mit mehr als einem ♀ interagierten, zeigten alle einige partnerbeschränkte Verhaltensweisen auch gegenüber ♀ 1. Bis auf ♂ 8 zeigten alle ♂♂ zuerst partnerspezifisches Verhalten ihren früheren Partnerinnen gegenüber, die sie während der Dauer des Tests (bis auf ♂ 8 und ♂ 5) vor allen anderen ♀♀ in der Voliere bevorzugten. 3 ♀♀ (♀♀ 7, 9 und 10) verteidigten ihre früheren Partner heftig gegen die Annäherung ande-

♀ ♂	1	7	12	9	10	11	3	t [min]
1	K S 39 F							10
5	K S 9 F	K S 58 F						30
8	K S 32 F	K S 6 F						60
9				K S 4 F				60
10	K S 12 F				K S 67 F	K S 9 F		60
11						K S 31 F		60
12							K 2 S 33 F	60

Abb. 23: Partnerbeschränktes Verhalten nach 70-tägiger Trennung zwischen einzeln zugesetzten ♂♂ und den 7 ♀♀. Die Zahlen geben die Gesamtzahl der Verhaltensweisen während der ganz rechts angegebenen Dauer der Anwesenheit des betreffenden ♂ in der Voliere der ♀♀ an, Erläuterungen im Text. Symbole wie in Abb. 22.

rer ♀♀. Sie hatten das besonders gegenüber ♀ 1 und ♀ 10 nötig, die zu jedem neu eingesetzten ♂ hinfliegen. Mindestens diese 3 ♀♀ waren an dem Prozeß der Wiederverpaarung ganz aktiv beteiligt.

Am nächsten Morgen wurden alle ♂♂ gleichzeitig in die Voliere der ♀♀ gesetzt. Abb. 24 gibt die Summe der beobachteten partnerbeschränkten Verhaltensweisen in der 1. Std. (linke Spalte) und in 4 Beobachtungs-Std. während der nächsten 2 Tage (rechte Spalte) an. In der 1. Std. interagierten alle ♂♂ - bis auf ♂ 8 - fast ausschließlich mit ihren früheren Partnerinnen. In den folgenden 2 Tagen zeigte ♂ 5 der Reihe nach mit ♀ 1, ♀ 12 und dann überwiegend mit ♀ 7, seiner früheren Partnerin, partnerbeschränktes Verhalten. ♂ 8 hielt sich während der ganzen Zeit fast ununterbrochen bei ♀ 1 auf und ließ ♂ 1 fast nie mehr an sie heran. ♂ 1 hatte ♀ 1 offensichtlich wiedererkannt, konnte sich aber nicht gegen ♂ 8 durchsetzen. Die anderen 4 ♂♂ zeigten auch in dieser Zeit partnerbeschränktes Verhalten fast ausschließlich mit ihren früheren Partnerinnen. Die 4 (bzw. mit Paar 1,1 fünf) Paare waren dieselben, deren Partner im Einzeltest der ♂♂ ebenfalls ganz überwiegend oder ausschließlich miteinander in partnerspezifischer Weise interagiert hatten (Abb. 23). Die Wahrscheinlichkeit, daß sich diese 4 (bzw. 5) Paare unter 7 Paaren zufällig wieder so wie früher bildeten, ist $p=0,0012$ (bzw. $p=0,0004$). Also können Wellensittiche einander auch nach 70-tägiger Trennung noch wiedererkennen.

Folgerungen

Nach diesen Beobachtungen war ♀ 1 von den 7 getesteten ♀♀ die Attraktivste. Sie wurde aber nur von ihrem früheren Partner und ♂ 8 gegenüber allen anderen ♀♀ bevorzugt. ♀ 1 blieb aber im 3. Trennungsexperiment (s.u.) in Anwesenheit zweier unverpaarter ♂♂ (eines davon ♂ 8) während einer 20-tägigen Trennung von ihrem Partner unverpaart. In derselben Voliere hatten sich ♀ 9 und ♀ 10 verpaart. Vermutlich zog ♀ 1 nach der 70-tägigen Trennung die Aufmerksamkeit der ♂♂ dadurch auf sich, daß sie sofort zu ihnen flog und ihnen ständig nachfolgte. Dieses ungewöhnliche Verhalten trat außerdem noch bei ♀ 10 auf und könnte in der langen Trennung von ♂ 8 begründet liegen.

Da sich bei den Einzeltests die ♂♂ 9, 11 und 12 überhaupt nicht um ♀ 1 bemühten, ♂ 10 sehr viel weniger um sie als um seine frühere Partnerin, bestand unter den an diesem Versuch beteiligten Wellensittichen offensichtlich keine für alle ♂♂ gleichartige Güteklassierung.

Demnach kann man die korrekte Wiederverpaarung der Wellensittiche nach 20- und 70-tägiger Trennung vom Partner wirklich nur durch individuelles Wiedererkennen der Partner erklären.

♀♀ ♂♂	1	7	12	9	10	11	3
1	K 24 S 3 F						
5	K S 29 F	K 64 S 21 F 3	K S 26 F 6				
8	K 7 S 12 F 3						
9			K 1 S 2 F	3 K 2 19 S 7 F			
10		K S F 1			K 18 75 S 64 F 5		
11	K S F 1					K 1 7 S 39 F	
12							20 K 25 38 S 43 F 7

Abb. 24: Partnerbeschränktes Verhalten nach 70-tägiger Trennung nach dem gleichzeitigen Einsetzen aller ♂♂ in die Voliere der ♀♀. Linke Spalte: 1. Std. nach dem Zusammensetzen. Rechte Spalte: Summe aus weiteren 4 Std. Beobachtungen. Die schraffierten Felder geben an, mit welchen ♀♀ die ♂♂ interagiert hatten, als sie einzeln in die Voliere gesetzt wurden (Abb. 23). Symbole wie in Abb. 22.

2. Wird die Bindung an einen früheren Partner durch Zusammensein mit anderen gegengeschlechtlichen Wellensittichen schneller aufgelöst als durch Zusammensein mit gleichgeschlechtlichen?

Experiment 3: 20-tägiges Zusammensein mit Fremden

In den ersten beiden Versuchen waren die Vögel während der Trennungszeit nur mit gleichgeschlechtlichen Wellensittichen zusammen gewesen. Die Bindung an den Partner könnte aber in Anwesenheit gegengeschlechtlicher Wellensittiche - potentieller oder tatsächlicher Partner - schneller aufgelöst werden. Um diese Hypothese zu überprüfen, wurden die Vögel zunächst getrennt vom Partner 20 Tage lang mit anderen gegengeschlechtlichen Wellensittichen gehalten.

An dem Experiment waren 2 Gruppen von je 4 Paaren beteiligt. 5 der 8 verwendeten Paare waren durch z.T. längere gemeinsame Käfigung zwangsverpaart worden. Genauere Angaben über die Vögel macht Tab. 21.

Tab. 21: ALTER UND VORGESCHICHTE DER VÖGEL VON EXPERIMENT 3

Paar	Alter (Monate)		Anzahl Verpaarungen		Dauer der Verpaarung (Monate)	
	♂	♀	♂	♀		
1,1	30	30	1	1	27	) Gruppe 1
5,7	30	30	3	3	9	
10,10	17	17	2	1	2	
13, 9	30	30	2	3	3	
8,11	17	17	2	2	3	) Gruppe 2
9,12	30	30	2	2	3	
11,14	17	17	1	1	3	
12, 3	17	30	1	2	3	

Die Paare wurden ca. 3 Monate vor Versuchsbeginn zusammen gehalten. Dann kamen Gruppe 1 und 2 in optisch und akustisch voneinander getrennte Volieren und wurden je 2 Std. lang beobachtet. Alle Paare waren zu dieser Zeit gut verpaart (Abb. 25, links). Anschließend wurden die ♂♂ der beiden Gruppen gegeneinander ausgetauscht und beide Gruppen 20 Tage lang so gehalten.

Nach der Trennung der ursprünglichen Paare bildeten sich in jeder der

♀ ♂	1	7	10	9	11	12	14	3	1	7	10	9
1	K 4 S 9 F 3								K 20 S 97 F 11	K 5 S 5 F		
5		K 10 S F						K 1 S F		K 5 S 51 F 4		
10			K 1 S 11 F 3		K 3 S F	K 4 S 22 F 2	K 1 S F				K 12 S 46 F 2	
13				K 13 S F 1			K 7 S 69 F 3					K 21 S F
♀ ♂	11	12	14	3	1	7	10	9	11	12	14	3
8	K 5 S 9 F 2											
9		K 2 S 9 F 3					K 13 S F 2		K 31 S F			
11			K 1 S 10 F 3				K 3 S 33 F 10		K 9 S F		K 6 S 77 F	
12				K 3 S 3 F 5								K 14 S 176 F 2

Abb. 25: Partnerbeschränktes Verhalten in 2 Wellensittich-Gruppen.
 Links: 2 Std. Beobachtung vor der Trennung. Mitte: 4 Std. Beobachtung während des 20-tägigen Zusammenseins mit den gegengeschlechtlichen Vögeln der anderen Gruppe. Rechts: 7 1/2 Std. Beobachtung nach der 20-tägigen Trennung von den Erstpartnern. Die Tiere von Gruppe 2 sind durch die Schraffur kenntlich gemacht. Erläuterungen im Text. Symbole wie in Abb. 22.

beiden Gruppen 2 neue Paare (Abb. 25, Mitte).

Die Vögel wurden nach 20-tägiger Trennung wieder zu ihren früheren Partnern gesetzt. Bereits innerhalb der ersten 25 min hatten sich 7 der 8 früheren Paare wieder gebildet. Paar 8,11 bildete sich nicht wieder, keiner der beiden Partner bemühte sich um einen anderen Vogel (Abb. 25, rechts). Beide Partner von Paar 8,11 waren während der Trennungszeit unverpaart geblieben. Die 4 ♂♂ und 4 ♀♀, die sich während der Trennungszeit verpaart hatten (übrigens immer beide Partner eines Paares), verpaarten sich ausnahmslos wieder mit ihren früheren Partnern. Bei 2 dieser Paare (13,9 und 9,12) kraulten die Partner einander während 7 1/2 Std. Beobachtungszeit nach dem Zusammensetzen nicht mehr.

Die Wahrscheinlichkeit für das zufällige Auftreten einer solchen Wiederverpaarung ist $p = 0,002$. Demnach haben die Wellensittiche einander nach der 20-tägigen Trennung im Beisein anderer gegengeschlechtlicher Wellensittiche wiedererkannt und nach dem Zusammenkommen mit dem Erstpartner die alte Bindung an ihn wieder aufgenommen, obwohl einige zwischendurch sich mit anderen verpaart hatten.

Anschließend kamen alle Vögel gemeinsam in eine Voliere. Während dieser Zeit wurden sie nicht mehr systematisch beobachtet. Qualitativ läßt sich aber folgendes sagen: Die Paare 1,1 , 5,7 , 10,10 , 11,14 und 12,3 blieben beisammen. ♂ 9 verpaarte sich sofort mit ♀ 9. Die ♀♀ 11 und 12 und die ♂♂ 13 und 8 blieben eine Woche lang unverpaart. Die Paare, deren Partner einander nach der Trennung nicht mehr gekrault hatten, zerbrachen beide. In 5 von 8 Paaren blieben die Vögel beim Erstpartner.

Experiment 4: Brüten mit Zweitpartnern

In Experiment 3 waren alle Vögel sehr viel kürzer mit den Zweitpartnern zusammen gewesen als mit den Erstpartnern (vgl. Tab. 21). Experiment 4 sollte klären, ob die Wellensittiche den Erstpartner noch bevorzugen (wiedererkennen), wenn sie mit einem Zweitpartner ebenso lange zusammen waren und mit beiden gebrütet haben.

Alle Vögel waren frisch vom Händler bezogen und hatten die Jugendmauser hinter sich. Über vorherige Verpaarungen dieser Vögel mit anderen Wellensittichen ist nichts bekannt.

An dem Experiment waren 2 Gruppen von je 4 Paaren beteiligt, die in getrennten Volieren gehalten wurden. Die Paare bekamen Nistkästen und blieben

♀ ♂	15	16	17	18	19	20	21	22
15	5 Eier					4 Eier	4 Eier	
16		5 Eier			5 Eier			
17			5 Eier					1 Ei †
18				0 Eier				
♀ ♂	19	20	21	22	15	16	17	18
19	4 Eier						4 Eier	
20		4 Eier			4 Eier			
21			5 Eier			5 Eier		
22				5 Eier				2 Eier

Abb. 26; Verpaarungen in 2 Wellensittichgruppen. Links: Erste Verpaarung. Rechts: Zweite Verpaarung. Die Tiere von Gruppe 2 sind durch die Schraffur kenntlich gemacht. Symbole wie in Abb. 22.

bis zum Ende - oder nahezu dem Ende - der Eiablage, insgesamt 57 Tage zusammen. Bis auf Paar 18 legten alle Paare 4 oder 5 Eier (Abb. 26, links).

Die Paarpartner wurden dann getrennt und jeweils mit den gegengeschlechtlichen Vögeln der anderen Gruppe zusammengesetzt. Die Gruppen kamen während dieser Zeit in optisch und akustisch getrennte Volieren. Auch in dieser Zusammenstellung blieben die Tiere - mit Nistkästen - 57 Tage zusammen. Nach der Trennung von ihrem Erstpartner verpaarte sich die ♂♂ 16 und 17 und 19 bis 22 wieder mit je einem ♀, mit dem sie auch brüteten. ♂ 18 blieb während dieser Zeit unverpaart. ♂ 15 verpaarte sich mit den beiden ♀♀ 20 und 21. Er kopulierte mit beiden, wurde von beiden am Kasten gekrault und fütterte beide. ♀ 22 starb bei der Ablage des 2. Eies an Legenot. ♀ 18 legte nur 2 Eier, alle anderen ♀♀ 4-5 Eier (Abb. 26, rechts).

Am 57. Tag nach der Trennung vom Erstpartner kamen alle Tiere zusammen in eine Voliere, in der sie zunächst keine Nistkästen hatten. Sie konnten nun zwischen dem Zweit- und dem Erstpartner wählen. Abb. 27 (jeweils linke Spalte) zeigt, daß die Vögel unter diesen Bedingungen bei ihren Zweitpartnern blieben. Kein einziger Vogel zeigte (in 5 Beobachtungs-Std.) irgendein partnerbeschränktes Verhalten gegenüber dem Erstpartner.

Als sie für 19 Tage Nistkästen geboten bekamen, brüteten alle Vögel mit dem Zweitpartner (Abb. 27, jeweils rechte Spalte). ♂ 18 blieb wieder unverpaart. ♂ 17, dessen letzte Partnerin gestorben war (♀ 22), bemühte sich um die ♀♀ 19 bis 21, nicht aber um seine Erstpartnerin. ♂ 21 fütterte seine frühere Partnerin dreimal. Das war der einzige, natürlich keineswegs schlüssige Hinweis, daß die Vögel nach der Brut mit einem Zweitpartner noch irgendeine Beziehung zum Erstpartner gehabt hätten.

Experiment 2 hatte aber gezeigt, daß Wellensittiche sich 70 Tage lang an den Partner erinnern können, wenn sie in eingeschlechtlichen Gruppen gehalten werden. Gab es überhaupt noch eine - wie schwach auch immer - nachweisbare Beziehung zum Erstpartner? Zur Untersuchung dieser Frage wurden die Vögel in 2 getrennten Gruppen wieder mit ihren Erstpartnern zusammen gesetzt. Hierdurch ergab sich eine Gruppe von 4 ♂♂ und 4 ♀♀ und eine von 3 ♂♂ und 3 ♀♀.

Im Laufe von 10 Tagen vor der Zugabe von Nistkästen zeigten die Vögel in beiden Gruppen nur sehr wenig partnerbeschränktes Verhalten (Abb. 28, jeweils linke Spalte). ♂ 20 starb am Ende der Zeit ohne Nistkästen und ist deshalb in Abb. 28 nicht mit aufgeführt. ♀ 16 von Gruppe 1 schien sich zuerst mit ♂ 18 zu verpaaren, zeigte dann aber partnerbeschränktes Verhalten nur mit ♂ 17, der sich vorher mit seiner Erstpartnerin zu ver-

♀ ♂	15	16	17	18	19	20	21
15						K 2 4 S 41 F 27	18 K 9 83 S 120 2 F 17
16					K 7 18 S 9 7 F 11		
17					K 1 S 4 F 3	K S 6 F	K S F 2
18							
19			9 K 6 34 S 51 2 F 14				
20	6 K 5 41 S 152 3 F 13						
21		3 K 5 82 S 129 11 F 18					K S F 3
22			K S 1 F 2	2 K 12 26 S 94 3 F 11		K S F 1	

Abb. 27: Partnerbeschränktes Verhalten in der Simultanwahl zwischen dem Erst- und dem Zweitpartner. Jeweils linke Spalte: 5 Std. Beobachtungszeit vor der Zugabe von Nistkästen. Jeweils rechte Spalte: 10 Std. Beobachtungszeit nach der Zugabe von Nistkästen. Die Tiere von Gruppe 2, die bei der ersten Brut beisammen waren (s. Abb. 26), sind durch die Schraffur gekennzeichnet. Erläuterungen im Text. Symbole wie in Abb. 22.

paaren begonnen hatte.

Sobald Nistkästen in die Volieren gehängt wurden, begannen die Vögel, sich fest zu verpaaren. In Gruppe 1 verpaarte sich ♂ 17 mit seiner Erstpartnerin und zusätzlich mit ♀ 18. 2 ♂♂ verpaarten sich mit ♀♀, mit denen sie zuvor nicht verpaart gewesen waren, und ein ♂ blieb unverpaart, zeigte aber Interesse für seine Erstpartnerin.

In Gruppe 2 (jetzt nur noch 2 ♂♂ und 3 ♀♀) verpaarte sich ♂ 21 wieder fest mit seiner Erstpartnerin. ♂ 19 zeigte am 1. Beobachtungstag Schnabelberühren mit ♀ 20, verpaarte sich danach aber mit ♀ 19 (Abb. 28, rechte Spalte). Bei dieser Verpaarung war anscheinend ♀ 19 der aktivere Teil, denn sie verdrängte ♀ 20 von ♂ 19.

3 von 7 ♂♂ verpaarten sich also wieder mit ihren Erstpartnern, als sie von ihren Zweitpartnern getrennt wurden. 2 weitere ♂♂ zeigten Interesse für ihre Erstpartnerinnen, indem sie sie häufig aufsuchten. Die Wahrscheinlichkeit für das zufällige Auftreten der 3 Verpaarungen ist $p=0,042$. Daher kann man in diesem Fall nicht sicher sagen, daß die Vögel ihre Erstpartner noch deutlich bevorzugt und wiedererkannt hätten. Im Vergleich zu den klaren Ergebnissen der anderen Gedächtnisexperimente läßt sich feststellen, daß eine 57-tägige Trennung vom Partner und die Brut mit einem anderen ♂ bzw. ♀ in dieser Zeit die Bevorzugung für den Erstpartner stark vermindert, wenn nicht sogar ganz löscht.

♀♀ ♂♂	15	16	17	18
15		K S 11 F 1	K 1 S F	
16		K S 2 F	K S 1 F	
17		K 27 S F	K 1 21 S 12 1 F	K S 14 F 2
18	K 3 S 45 F 5	K 15 S 1 F		K S 1 F
♀♀ ♂♂	19	20	21	
19	K 16 S 82 F 6	K S 14 F 1		
21			3 K 4 3 S 74 F 11	

Abb. 28: Verpaarungen in Gruppe 1 (oben) und Gruppe 2 (unten), nachdem die Vögel wieder mit den Erstpartnern zusammengesetzt waren. Jeweils linke Spalte: 3 Std. Beobachtungszeit vor Zugabe von Nistkästen. Jeweils rechte Spalte: 3 Std. Beobachtungszeit nach Zugabe von Nistkästen. Erläuterungen im Text. Symbole wie in Abb. 22.

D. DISKUSSION

Wiedererkennen und Wiederverpaarung nach einer Trennung

Paarpartner finden nach bis zu 70-tägiger Trennung wieder zueinander, wenn sie während der Trennungszeit im eingeschlechtlichen Trupp gehalten werden. Die Paare können sich nicht auf Grund gemeinsamer Ortsbevorzugung wieder gefunden haben, denn in Experiment 1 und 2 wurden sie in völlig fremden Volieren zusammengesetzt. Alle Vögel richteten aber ihr partnerbeschränktes Verhalten nach der Trennung spezifisch an den Partner. Sie müssen sich also noch an ihn erinnern und ihn wiedererkannt haben.

Wellensittiche, die lange getrennt waren, zeigen Füttern und Schnabelberühren weniger partnerbeschränkt als Paarpartner, die lange beieinander waren. Diese Unselektivität vermindert sich meist im Laufe von Stunden soweit, daß Schnabelberühren wieder vollständig partnerbeschränkt wird. Sie kann aber auch zur Annäherung an einen anderen Vogel und zur Umpaarung führen. Ob diese Unselektivität daran liegt, daß der Partner nicht mehr sicher erkannt wird, oder ob die Schwelle für diese normalerweise partnerbeschränkten Verhaltensweisen infolge der langen Isolation von gegengeschlechtlichen Vögeln gesenkt wurde, läßt sich aus diesen Experimenten nicht entscheiden.

Paarpartner zeigten in den Experimenten 1 und 2 beim ersten Zusammentreffen nach der Trennung durch viele partnerbeschränkte Verhaltensweisen an, daß sie die Bindung zum Paarpartner wieder hergestellt hatten. Die Trennungszeit schwächt aber die Bindung an den Paarpartner. Paare brachen nach den Trennungsexperimenten häufiger auseinander als normal zusammenlebende Paare.

Die meisten Vögel, die während der Trennungszeit in eingeschlechtlichen Gruppen gehalten wurden, hatten anscheinend latent eine Bindung an den Paarpartner bewahrt. Die Fähigkeit, eine Bindung über längere Zeit latent aufrecht zu erhalten, ist wahrscheinlich ein Nebenergebnis des genauen Erlernens aller Merkmale und Eigenschaften des Partners (vgl.S. 30-31). Verlieren Paarpartner im Freiland außerhalb der Brutzeit, wenn die Vögel weit umherziehen, einmal für längere Zeit den Kontakt zueinander, ist es äußerst unwahrscheinlich, daß sie jemals wieder zusammentreffen. Dann wäre die Aufrechterhaltung der Bindung an den Erstpartner sogar nachteilig, weil die Vögel möglicherweise günstige Brutbedingungen verpaßten, die sie mit einem neuen Partner nutzen könnten.

Nun leben Wellensittiche im Freiland auch nicht in eingeschlechtlichen Schwärmen. Experiment 3 und 4 sollten daher klären, wie sich die Vögel zum Erstpartner verhalten würden, wenn sie während einer Trennung von ihm Gelegenheit hätten, sich mit einem zweiten Partner zu verpaaren.

Die Bedeutung der Bekanntheit für die Wiederverpaarung

In Experiment 3 verpaarten sich nur 4 ♂♂ und 4 ♀♀ mit neuen Partnern. Diese Verpaarung brach ihre latente Bindung zum Erstpartner nicht ab. Alle Vögel waren aber mindestens dreimal so lange mit dem Erst- wie mit dem Zweitpartner verpaart gewesen. Außerdem wurden sie nicht vor die Wahl zwischen Erst- und Zweitpartner gestellt.

In Experiment 4 waren dagegen alle Vögel mit dem Erst- und dem Zweitpartner gleichlang und unter gleichen Bedingungen zusammen gewesen. Als nach der Brut mit dem Zweitpartner alle Vögel zusammen in eine Voliere gesetzt wurden, hätten sie eine existierende Bindung an den anwesenden Zweitpartner abbrechen müssen, um zum Erstpartner zurückkehren zu können. Ganz offensichtlich bevorzugten alle Vögel die existierende Bindung an den Zweitpartner vor einer möglichen Erneuerung der Bindung an den Erstpartner. Dennoch verpaarten sie sich später, vom Zweitpartner getrennt, anscheinend wieder bevorzugt mit dem Erstpartner.

Diese Beobachtungen legen es nahe, die zuvor eingeführte Hilfskonstruktion einer 'latenten Bindung' konkreter zu fassen. Welcher Art könnte diese latente Bindung sein? Es wurde oben schon gesagt, daß die latente Bindung ein Nebenergebnis der Bekanntheit des Partners sein könnte. Unter Bekanntheit soll hier nicht das Wiedererkennen äußerer Merkmale eines Tieres verstanden werden, sondern der Grad der Zuverlässigkeit, mit der zwei Individuen auf Grund ihrer genauen Kenntnis des anderen Interaktionen zwischen sich voraussagen können (s.S. 30). Möglicherweise wählen die Vögel nach dieser Art von Bekanntheit. Diese Vorstellung könnte alle Experimente zufriedenstellend erklären:

In den ersten drei Experimenten war der Erstpartner jeweils der Bestbekannte in der Gruppe der zur Wahl stehenden Vögel. In Experiment 4 war in der Wahlsituation der Zweitpartner, mit dem die Vögel zuletzt gebrütet hatten, der bestbekannte Vogel. Als die Vögel später mit ihrem Erstpartner zusammengesetzt wurden, war dieser ihnen anscheinend immer noch etwas besser bekannt als die anderen zur Wahl stehenden Vögel und wurde deshalb für die Verpaarung bevorzugt.

Nach dieser Vorstellung sollte man erwarten, daß Vögel einander nach immer längeren Trennungszeiten noch bevorzugen, je länger sie sich zuvor gekannt haben. Allerdings nimmt diese Bevorzugung bzw. der Zeitraum, den sie überdauert, sicher nicht linear mit der Verpaarungsdauer zu, da Wellensittiche am 100. Tag der Verpaarung kaum noch genau so viel Neues über den Partner lernen werden wie am 1. oder 10. Tag.

Die Befunde von CINAT-THOMSON (1926) und BROCKWAY (1964b) entsprechen genau der Vorhersage, die man aus einer solchen Vorstellung ableiten würde. CINAT-THOMSON hatte frisch verpaarte Wellensittiche getrennt. Für diese Vögel bot es bereits nach kurzer Trennungszeit keine Vorteile mehr, den früheren Partner vor irgendwelchen anderen Tieren zu bevorzugen, da sie ihn kaum besser kannten. (Welche Vorteile das Zusammensein bzw. Brüten mit einem bekannten Partner bringen könnte, wurde auf S. 30-31 diskutiert.) In den von BROCKWAY beschriebenen Fällen und den hier geschilderten Experimenten hatten alle Vögel vor der Trennung viel Erfahrung mit dem Erstpartner sammeln können. Daher bevorzugten sie ihn auch noch nach mehrwöchiger Trennung.

ZUSAMMENFASSUNG

In Teil I wurde versucht zu klären, wie stark die Verpaarung das Verhalten von Wellensittichen zum Paarpartner im Vergleich zu ihrem Verhalten zu anderen möglichen Partnern verändert. Paare sitzen weit häufiger zusammen als nicht verpaarte Vögel und als auf Grund der Annahme unabhängiger Bewegung der Vögel bei gegebenen Ortsbevorzugungen zu erwarten ist. Über dieses Zusammensitzen hinaus zeigen alle Vögel eine Tendenz, dichter als erwartet beieinander zu bleiben. Diese Tendenz ist vermutlich die Ursache für den Schwarmzusammenhalt der Wellensittiche. Zum räumlichen Zusammenhalt tragen die aktiveren ♂♂ mehr bei als die weniger aktiven ♀♀.

Partnerbeschränktes Verhalten wird als Verhalten definiert, das in gleichen Zeiträumen des Zusammensitzens signifikant häufiger oder seltener gegenüber dem Paarpartner als gegenüber anderen Tieren gezeigt wird. Von den näher untersuchten Verhaltensweisen sind Kraulen, Schnabelberühren, Füttern, Futterbetteln und Kopulation bei allen Vögeln partnerbeschränkt. Aggressives Verhalten und Fluchtverhalten sind partnerbeschränkt selten. Andere Verhaltensweisen wie Ansingen, Singen und Putzen sind nicht für alle Vögel gleichartig partnerbeschränkt.

Die partnerbeschränkten Verhaltensweisen Schnabelberühren und Kraulen sind mehr an eine Putzbereitschaft, die Verhaltensweise Füttern mehr an Ansingen (Balz) gebunden. Zwischen Individuen bestehen im Sozialverhalten deutliche Unterschiede.

Mögliche Gefangenschaftseinflüsse auf das untersuchte Verhalten werden diskutiert. Die Partnerbeschränkung der genannten Verhaltensweisen beruht auf individuellem Erkennen des Partners. Da partnerbeschränkte Verhaltensweisen in vielen verschiedenen Motivationszusammenhängen auftreten, kann man für sie keine einheitliche Ursache annehmen. Funktionell könnte der feste Paarzusammenhalt des Wellensittichs Paarpartnern erleichtern, sich aufeinander einzustellen, und außerdem eine Anpassung an die Unvorhersagbarkeit günstiger Brutbedingungen im natürlichen Biotop sein.

Der Teil II dient dem Nachweis und der Analyse des individuellen Erkennens durch Lernversuche. 2 ♂♂ und 3 ♀♀ wurden in einem Y-förmigen Wahlkäfig mit Futterbelohnung darauf dressiert, verschiedene ♂♂ bzw. ♀♀ voneinander zu unterscheiden. Die Vögel bewerteten den Vogel, bei dem sie belohnt wurden, als zur Wahl stimulierenden Reiz, den anderen als Wahl-hemmenden Reiz. Die verwendeten Unterscheidungsmerkmale lagen vorwiegend in der Kopffregion. Veränderungen der Kopfzeichnung gaben keine

eindeutigen Hinweise, welche Merkmale für das individuelle Erkennen verwendet wurden.

2 ♂♂ konnten nach der Dressur verschiedene Farbdias zweier Wellensittiche unterscheiden. Sie reagierten auf weitere, noch nie zuvor gesehene Dias dieser Vögel im Sinne der Dressur. Ein ♂ wählte zwischen 2 ♀♀, auf deren Dias er dressiert worden war, wie zwischen den Dias. Diese Befunde zeigen, daß Wellensittiche Artgenossen an rein optischen Kennzeichen unterscheiden können.

Die Distanzrufe von Wellensittichen besitzen individuenpezifische Merkmale. In der Dressur unterscheiden Wellensittiche nur zwischen sehr verschiedenen Rufen eindeutig.

Auf die Unterscheidung der Kombination von Dias und entsprechenden Distanzrufen zweier Wahlvögel konnten 2 ♂♂ erfolgreich dressiert werden. Wurden ihnen die Rufe und Dias anschließend über Kreuz geboten, richteten sie ihre Wahl bevorzugt nach den optischen Reizen.

Die Ergebnisse zeigen, daß individuelles Erkennen durch optische Reize ermöglicht wird, akustische Reize dagegen unter den Versuchsbedingungen weniger geeignet sind. Mögliche Gründe für das Versagen der Wellensittiche in der Dressur auf akustische Reize werden diskutiert, so unter anderem auch die Möglichkeit, daß akustische Reize erst in Verbindung mit optischen Reizen bedeutsam werden.

Im Teil III der Arbeit wurde mit einigen Experimenten untersucht, wie lange Trennungszeiten die Bindung von Wellensittich-Paarpartnern überdauern kann. Außerdem wurde getestet, ob die Verpaarung mit einem Zweitpartner die Bindung an den Erstpartner stärker schwächt als eine gleichlange Trennung von ihm ohne Paarungsmöglichkeit.

Paarpartner nahmen nach 70-tägiger Trennung die Bindung an den alten Partner wieder auf, wenn sie in der Trennungszeit nur mit gleichgeschlechtlichen Vögeln zusammengehalten wurden. Diese Bindung wurde am Auftreten partnerbeschränkten Verhaltens mit dem früheren Partner gemessen. Vögel, die 2 oder mehr Monate verpaart waren und für 20 Tage getrennt vom Erstpartner mit anderen möglichen Partnern zusammengehalten wurden, verpaarten sich nach der Trennung wieder mit dem Erstpartner. Vögel, die nacheinander mit 2 Partnern je 57 Tage zusammen waren und mit beiden brüteten, blieben beim Zweitpartner, als sie anschließend zwischen Erst- und Zweitpartner wählen konnten. Wurden sie danach ohne Zweitpartner zusammen mit anderen Vögeln zum Erstpartner gesetzt, zeigten nur noch wenige Vögel eine Bevorzugung für den Erstpartner.

Bindung an einen Zweitpartner hat also einen stärkeren Einfluß auf die Bindung an den Erstpartner als eine gleichlange oder längere Trennung von ihm ohne Verpaarungsmöglichkeit. Diese Ergebnisse könnten mit der Bekanntheit zwischen Paarpartnern erklärt werden. Bekanntheit bedeutet dabei nicht nur individuelles Erkennen, sondern darüber hinaus die Fähigkeit, auf Grund genauer Kenntnis des Interaktionspartners dessen Aktionen voraussagen zu können. Die Vögel haben in allen Versuchen den bestbekannten gegengeschlechtlichen Vogel gewählt.

LITERATURVERZEICHNIS

- BARDACH, J.E. und J.H. TODD (1970): Chemical communication in fish. In: Advances in Chemoreception I. Communication by chemical signals (JOHNSTON, J.W. jr., D.G. MOULTON und A.TURK (Eds.)).Appleton-Century-Crofts, New York, 205-240.
- BEER, C.G.(1970): Individual recognition of voice in the social behaviour of birds. In: Advances in the Study of Behaviour (HINDE, R.A., D.S. LEHRMAN und E.SHAW (Eds.)). Bd. 3, 27-74.Academic Press, New York.
- BENNETT, M.A.(1939): The social hierarchy in Ring Doves. Ecology 20, 337-357.
- BERNSTEIN, L.(1957): The effects of variation in handling upon learning and retention. J.comp.physiol.Psychol. 50,162-167.
- BISCHOF, N. (im Druck): A systems approach towards the functional connections of fear and attachment. Child Development
- BROCKWAY, B.F.(1964a): Ethological studies of the Budgerigar (*Melopsittacus undulatus*): Non-reproductive behavior. Behaviour 22,193-222.
- BROCKWAY, B.F.(1964b): Ethological studies of the Budgerigar (*Melopsittacus undulatus*): Reproductive behavior. Behaviour 23,295-324.
- BROCKWAY, B.F.(1964c): Social influences on reproductive physiology and ethology of Budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). Anim.Behav. 12, 493-501.
- BROCKWAY, B.F.(1965): Stimulation of ovarian development and egg laying by male courtship vocalization in Budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). Anim.Behav. 13, 575-578.
- BROCKWAY, B.F.(1967): The influence of vocal behavior on the performers' testicular activity in Budgerigars (*Melopsittacus undulatus*).Wilson Bull. 79,328-334.
- BROCKWAY, B.F. (1967): Social and experiential influences of nest box-oriented behavior and gonadal activity of female Budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). Behaviour 29,63-82.
- BROCKWAY, B.F.(1968): Influences of sex hormones on the loud and soft warbles of male Budgerigars. Anim.Behav. 15,5-12.
- BROCKWAY, B.F.(1969): Roles of Budgerigar vocalizations in the integration of breeding behavior. In: Bird Vocalizations (HINDE, R.A. ed.), Cambridge University Press, Cambridge.
- BROCKWAY, B.F.(1974): The influence of some experiential and genetic factors, including hormones, on the visible courtship behavior of Budgerigars (*Melopsittacus undulatus*). Behaviour 51, 1-18.

- CINAT-THOMSON, H.(1926): Die geschlechtliche Zuchtwahl beim Wellensittich (*Melopsittacus undulatus* (Shaw)).*Biol.Zentr.* 46,543-552.
- COULSON ,J.C. (1966): The influence of the pair bond and age on the breeding biology of the Kittiwake Gull, *Rissa tridactyla*. *J.anim.Ecol.* 35, 269-279.
- COWAN, P.J. (1974): Selective responses to the parental calls of different individual hens by young *Gallus gallus*: auditory discrimination learning versus auditory imprinting. *Behav.Biol.* 10,541-545.
- COWEY, A. (1968): Discrimination. In: *Analysis of behavioural change* (WEISKRANTZ, L., Ed.) Harper & Row, New York.
- CROZE, H.(1970): Searching image in Carrion Crows. *Z.Tierpsychol.*, Beiheft 5.
- CURIO, E. (1975a): Experimentelle Untersuchungen zur Öko-Ethologie von Räuber-Beute-Beziehungen. *Verh.Dtsch.Zool.Ges.* 1975, 81-89.
- CURIO, E. (1975b): The functional organization of anti-predator behaviour in the Pied Flycatcher: A study of avian visual perception. *Anim. Behav.* 23,1-115.
- DAVIS, J. (1951): Distribution and variation of the Brown Towhees. *Univ. Calif. Publ.Zool.* 52,1-120.
- DILGER, W.C. (1960): The comparative ethology of the African parrot genus *Agapornis*. *Z.Tierpsychol.* 17,649-685.
- DOOLING, R.J. und J.C. SAUNDERS (1975): Hearing in the parakeet (*Melopsittacus undulatus*): Absolute thresholds, critical ratios, frequency difference limens, and vocalizations. *J.comp.physiol.Psychol.* 88,1-20.
- EISERER, L.A. und H.S. HOFFMAN (1974): Acquisition of behavioral control by the auditory features of an imprinting object. *Anim.Learning and Behav.* 2, 275-277.
- ENGELMANN, C. (1951): Beiträge zum Gedächtnis des Huhns. *Z.Tierpsychol.* 8,110-121.
- EMLEN, S.T. (1971): The role of song in individual recognition in the Indigo Bunting. *Z.Tierpsychol.* 28,241-246.
- ERICKSON, C.J. (1973): Mate familiarity and the reproductive behavior of ringed Turtle Doves. *Auk* 90,780-795.
- FALLS, J.B. und R.J.BROOKS (1966): Intraspecific individual recognition by song. *Abstracts* 14. *Int.Orn.Congr.*
- FERNALD, R.D. (1973): A group of Barbets II. Quantitative measures. *Z.Tierpsychol.* 33,341-351.
- FERNALD, R.D. und P.HEINECKE (1974): A computer compatible multi-purpose event recorder. *Behaviour* 48,268-275.

- FISCHER, G.J.(1966): Auditory stimuli in imprinting. J.comp.physiol.Psychol. 61,271-273.
- FISCHER, H.(1965): Das Triumphgeschrei der Graugans (*Anser anser*). Z.Tierpsychol. 22,247-304.
- FORSHAW, J.M. (1973): Parrots of the world. Landsdowne Press, Melbourne.
- FRICKE, H.W. (1974): Öko-Ethologie des monogamen Anemonenfisches *Amphiprion bicinctus* (Freiwasseruntersuchungen aus dem Roten Meer). Z.Tierpsychol. 36,429-512.
- GÖNNIGMANN, E. (1973): Untersuchungen am Duettgesang des afrikanischen Drongo, *Dicrurus adsimilis* BECHSTEIN. Staatsexamensarbeit, Universität Freiburg (Brsg.)
- GUHL, A.M. und L.L.Ortman (1953): Visual patterns in the recognition of individuals among chickens. Condor 55,287-298.
- GWINNER, E.(1964): Untersuchungen über das Ausdrucks- und Sozialverhalten des Kolkrahen (*Corvus corax corax* L.). Z.Tierpsychol. 21,657-748.
- HASSENSTEIN, B.(1973): Verhaltensbiologie des Kindes. Piper Verlag, München.
- HELB, H.W. (1973): Analyse der artisolierenden Parameter im Gesang des Fitis (*Phylloscopus t. trochilus*) mit Untersuchungen zur Objektivierung der analytischen Methode. J.Orn. 114, 145-206.
- HELVENSEN, D.v. und W. WICKLER (1971): Über den Duettgesang des afrikanischen Drongo *Dicrurus adsimilis* BECHSTEIN. Z.Tierpsychol. 29,301-321.
- HERRNSTEIN, R.J. und LOVELAND, D.H. (1964): Complex visual concept in the pigeon. Science 146,549-551.
- HERRSCHER, L., A.U. MOORE und J.B. RICHMOND (1958): Effect of post-partum separation of mother and kid on maternal care in the domestic goat. Science 128,1342-1343.
- HESS, E. (1972): Imprinting. Van Nostrand Reinhold Comp., New York.
- HINDE, R.A. (1954): Factors governing the changes in strength of a partially inborn response, as shown by the mobbing behaviour of the Chaffinch (*Fringilla coelebs*). I. The nature of the response, and an examination of its course. Proc.Roy.Soc. B 142,306-331.
- HINDE, R.A. (1973): Das Verhalten der Tiere. Suhrkamp Verlag, Frankfurt.
- HINDE, R.A. und S. ATKINSON (1970): Assessing the roles of social partners in maintaining mutual proximity, as exemplified by mother-infant relations in Rhesus Monkeys. Anim.Behav. 18, 169-176.
- HINDE, R.A. und R.J.PUTMAN (1973): Why Budgerigars breed in continuous darkness. J.Zool. 170, 485-491.
- HOWELL, T. und G.A. BARTHOLOMEW (1952): Experiments on the mating behavior of the Brewer Blackbird. Condor 54, 140-151.

- HUMPHREY, N.K. (1974): Species and individuals in the perceptual world of monkeys. *Perception* 3, 105-114.
- IMMELMANN, K. (1959): Experimentelle Untersuchungen über die biologische Bedeutung artspezifischer Merkmale beim Zebrafinken (*Taeniopygia castanotis* Gould). *Zool.Jahrb.Abt.Syst.* 86, 437-592.
- IMMELMANN, K. (1963): Tierische Jahresperiodik in ökologischer Sicht. *Zool.Jahrb. Abt.Syst.* 91, 91-200.
- INGOLD, P. (1973): Zur lautlichen Beziehung des Elters zu seinem Küken bei Tordalken (*Alca torda*). *Behaviour* 45, 155-190.
- KAUFMAN, I.C. und L.A. ROSENBLUM (1967): Depression in infant monkeys separated from their mothers. *Science* 155, 1030-1031.
- KLOPFER, P.H. (1959): An analysis of learning in young Anatidae. *Ecology* 40, 90-102.
- KLOPFER, P.H. und G. GOTTLIEB (1962): Imprinting and behavioral polymorphism: Auditory and visual imprinting in domestic ducks (*Anas platyrhynchos*) and the involvement of the critical period. *J.comp.physiol.Psychol.* 55, 126-130.
- KUMMER, H. und F. KURT (1965): A comparison of social behavior in captive and wild *Hamadryas* baboons. In: *The baboon in medical research* (VAGTBORG, H. (Ed.)). University of Texas Press.
- LAMPRECHT, J. (1973): Mechanismen des Paarzusammenhaltes beim Cichliden *Tilapia mariae* Boulenger 1899 (Cichlidae, Teleostei). *Z.Tierpsychol.* 32, 10-61.
- LINSENMAIR, K.E. (1972): Die Bedeutung familienspezifischer "Abzeichen" für den Familienzusammenhalt bei der sozialen Wüstenassel *Hemilepistus reaumuri* Audouin u. Savigny (Crustacea, Isopoda, Oniscoidea). *Z.Tierpsychol.* 31, 130-162.
- LORENZ, K. (1935): Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. *J.Orn.* 83, 137-213, 289-413.
- LORENZ, K. (1941): Vergleichende Bewegungsstudien an Anatinen. *J.Orn.* 79, Sonderheft.
- MALOTT, R.W. und J.W. SIDDALL (1972): Acquisition of the people concept in pigeons. *Psychol.Rep.* 31, 3-13.
- MARLER, P. (1961): The evolution of visual communication. In: *Vertebrate speciation* (BLAIR, W.F., Ed.), S. 96-121. University of Texas Press, Austin.
- MASURE, R.H. und W.C. ALLEE (1934): Flock organization of the Shell Parakeet *Melopsittacus undulatus* Shaw. *Ecology* 15, 388-398.

- MILLER, A.H. (1941): Speciation in the avian genus Junco. Univ.Calif.Publ. Zool. 44,173-434.
- MILLS, J.(1973): The influence of age and pair-bond on the breeding biology of the Red-billed Gull, *Larus novaehollandiae* Scopulinus. J.Anim.Ecol. 42, 147-162.
- MORRIS, R.L. und C.J.ERICKSON (1971): Pair bond maintenance in the Ring Dove (*Streptopelia risoria*). Anim.Behav. 19,398-406.
- MÜLLER, H.C. (1974): Factors influencing prey selection in the American Kestrel. Auk 91,705-721.
- MUNDINGER, P.C. (1970): Vocal imitation and individual recognition in finch calls. Science 168,480-482.
- NICE, M.M.(1943): Studies in the life history of the song sparrow II. Trans.Linn.Soc. N.Y. 6,1-328.
- NICOLAI, J. (1956): Zur Biologie und Ethologie des Gimpels (*Pyrrhula pyrrhula* L.). Z.Tierpsychol. 13,93-132.
- NICOLAI, J.(1964): Der Brutparasitismus der Viduinae als ethologisches Problem. Prägnungsphänomene als Faktoren der Rassen- und Artbildung. Z.Tierpsychol. 21,129-204.
- NICOLAI, J. (1968a): Die Schnabelfärbung als potentieller Isolationsfaktor zwischen *Pytilia phoenicoptera* Swainson und *Pytilia lineata* Heuglin (Familie: Estrildidae). J.Orn. 109,450-461.
- NICOLAI, J.(1968b): Die isolierte Frühmauser der Farbmerkmale des Kopffieders bei *Uraeginthus granatinus* (L.) und *U. ianthinogaster* Reichw. (Estrildidae). Z.Tierpsychol. 25,854-861.
- NOBLE, G.K.(1936): Courtship and sexual selection of the Flicker (*Colaptes auratus luteus*). Auk 53,269-282.
- NOBLE, G.K., M.WURM und A.SCHMIDT (1938): Social behavior of the black-crowned Night Heron. Auk 55,7-40.
- PENNEY, R.L. (1968): Territorial and social behavior in the Adélie Penguin. In: Antarctic Bird Studies (AUSTIN, O.L. (Ed.)), S. 83-131, Amer.Geophys. U., Washington D.C.
- PITELKA, F.A. (1950): Geographic variation and the species problem in the shore-bird genus *Limnodromus*. Univ.Calif.Publ. Zool. 50,1-108.
- PUTMAN, R.J. und R.A.HINDE (1973): Effects of the light regime and breeding experience on Budgerigar reproduction. J.Zool. 170,475-484.
- REYER, H.-U. (1975): Ursachen und Konsequenzen von Aggressivität bei *Etroplus maculatus* (Cichlidae, Pisces). Z.Tierpsychol. im Druck.

- SCHERNER, E.R. (1974): Untersuchungen zur popularen Variabilität des Haussperlings (*Passer domesticus*). Die Vogelwelt 95,41-60.
- SCHLEIDT, W.M. (1961): Reaktionen von Truthühnern auf fliegende Raubvögel und Versuche zur Analyse ihrer AAM's. Z.Tierpsychol. 18,534-560.
- SCHUBERT, G. (1971): Experimentelle Untersuchungen über die artkennzeichnenden Parameter im Gesang des Zilpzalps, *Phylloscopus c.collybita* (VIEILLLOT). Behaviour 38,289-314.
- SIEGEL, S. (1956): Nonparametric Statistics. McGraw-Hill, New York.
- SIEGEL, R.K. und W.K. HONIG (1970): Pigeon concept formation: Successive and simultaneous acquisition. J.Exp.Anal.Behav. 13,385-390.
- SPENCER-BOOTH, Y. (1970): The relationship between mammalian young and conspecifics other than mothers and peers: A review. In: Advances in the study of Behaviour (HINDE, R.A., D.S. LEHRMAN und E.SHAW (Eds.)) Bd. 3, 120-194. Academic Press, New York.
- SPENCER-BOOTH, Y. und R.A. HINDE (1971): The effects of 13 days maternal separation on infant Rhesus Monkeys compared with those of shorter and repeated separations. Anim.Behav. 19,595-605.
- STAMM, R.A. (1962): Aspekte des Paarverhaltens von *Agapornis personata* Reichenow. (Aves, Psittacidae, Loriini). Behaviour 19,1-56.
- STETTNER, L., E. MISSAKIAN und M.LOREN (1966): Monogamous reactions in laboratory-mated Bobwhite Quail (*Colinus virginianus*). J.comp.physiol. Psychol. 62,160-162.
- STETTNER, L.J., L.F.GAREFFA und E.MISSAKIAN (1971): Factors affecting monogamous behavior in the Bobwhite Quail (*Colinus virginianus*). Comm.Behav.Biol. 6,137-162.
- STOUT, J.F. und M.E.BRASS (1969): Aggressive communication by *Larus glaucescens*. Part II. Visual communication. Behaviour 34,42-54.
- SUTHERLAND, M.S. (1961): The methods and findings of experiments on the visual discrimination of shape by animals. Exp.Psychol.Monogr. No. 1, 1-68.
- TERRACE, H.S. (1966): Stimulus control. In: Operant behavior (HONIG, W.K.,Ed.) Appleton-Century-Crofts, New York.
- THORPE, W.H. (1972): Duetting and antiphonal song in birds. Behaviour, Suppl. 18.
- TINBERGEN, L. (1960): The dynamics of insect and bird populations in pine woods. Arch.Neerl.Zool. 13, 259-473.
- TINBERGEN, N. (1959): Comparative studies of the behaviour of Gulls (*Laridae*): A progress report. Behaviour 15,1-70.
- TSCHANZ, B. (1959): Zur Brutbiologie der Trottellumme (*Uria a.aalge* Pont.). Behaviour 14,2.100.

- TSCHANZ, B. (1968): Trottelnummen. Z.Tierpsychol. Beiheft 4, 1-103.
- WENZEL, B.M. (1973): Chemoreception. In: Avian Biology III. (FARNER, D.S. und J.R. KING,Eds.), S.389-415. Academic Press, New York.
- WESSEL, J.P. und W.H.LEIGH (1941): Studies in the flock organization of the White-throated Sparrow *Zonotrichia albicollis*. Wilson Bull. 53,222-230.
- WHITE, S.J. (1971): Selective responsiveness by the Gannet (*Sula bassana*) to played-back calls. Anim.Behav. 19,125-131.
- WICKLER, W. (1968): Mimikry. Kindler Verlag, München.
- WICKLER, W. (1969): Sind wir Sünder? Droemer Knaur, München.
- WICKLER, W. (1974): Über die Beeinflussung des Partners im Duettgesang der Schmärtzerdrossel, *Cossypha heuglini* Hartlaub. (Aves, Turdidae). Z. Tierpsychol. 36,128-136.
- WICKLER, W. und U.SEIBT (1972): Über den Zusammenhang des Paarsitzens mit anderen Verhaltensweisen bei *Hymenocera picta* Dana. Z.Tierpsychol.31, 163-170.
- WICKLER, W. und U.SEIBT (1975): Wie Tiere Stress vermeiden. Bild der Wiss. 12, 30-35.

LEBENS LAUF

Name: Fritz Trillmich
geboren: 16. April 1948 in Göttingen (BRD)
Staatsangehörigkeit: deutsch
Wohnsitz: 8121 Unterhausen, Eibenstr. 5
Familienstand: verheiratet mit Krisztina Trillmich, geb. Zsigmondy
Eltern: Dr. Werner Trillmich, Professor
Barbara Trillmich, geb. Giesecke, Studienrätin
beide wohnhaft in 32 Hildesheim

Schulausbildung: Volksschule von 1954-1957 in Hamburg, Volksschule
und Gymnasium von 1957-1966 in Hildesheim. Abschluß
mit dem Abitur am 29. September 1966.

Studium: In Freiburg von 1966-1971 Biologie. 1971 Diplom in den
Fächern Zellbiologie (Hauptfach), Genetik, Biochemie
und Makromolekulare Chemie. Diplomarbeit über das
Thema 'Lokalisation von Phytochrom und Flavin in
partikulärem Material aus Mais-Koleoptilen (*Zea mays*)'
im Labor von Prof. Dr. Rainer Hertel. Diplomzeugnis
vom 10. August 1971.

Stipendium: Reisestipendium der DFG von September 1971 bis Februar
1972. Während dieser Zeit Forschungsarbeiten im Rahmen
eines Programms von Prof. Dr. John R. Baker (Ames, IOWA,
U.S.A.) in der Antarktis.

Doktorarbeit: Durchführung seit Januar 1973 unter Anleitung von
Priv.-Doz. Dr. Wolfgang Wickler im Max-Planck-Institut
für Verhaltensphysiologie, 8131 Seewiesen.

